Zur embryonalen und postembryonalen Entwicklung des Mitteldarmes bei Limaciden und Arioniden

(Gastropoda, Pulmonata)

INAUGURALDISSERTATION

zur

ERLANGUNG DER WÜRDE EINES DOKTORS DER PHILOSOPHIE

vorgelegt der

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Marianne WEISS
aus Sulz (Aargau) und Basel

1967

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
1968

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546022_0082

Zur embryonalen und postembryonalen Entwicklung des Mitteldarmes bei Limaciden und Arioniden

(Gastropoda, Pulmonata)

INAUGURALDISSERTATION

zur

Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie

vorgelegt der

Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

Marianne WEISS
aus Sulz (Aargau) und Basel

GENÈVE
Imprimerie Kundig
1968

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren Dr. A. Portmann und Dr. H. Nüesch.

Basel, den 23. Mai 1967.

Prof. Dr. H. Huber,
Dekan.

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Separatabdruck aus *Revue suisse de Zoologie*
Bd. 75, Fascicule 1, März 1968

CURRICULUM VITAE

Als Tochter des Werner Weiss, Primarlehrer in Binningen, und der Alice geb. Niederhauser wurde ich, Marianne Weiss, von Sulz (Aargau) und Basel, am 23. Mai 1941 in Basel geboren. Nach der Primarschule in Binningen besuchte ich in Basel das Mädchengymnasium, wo ich 1960 die Maturitätsprüfung bestand. Anschliessend studierte ich an der Universität Basel Zoologie als Hauptfach, Botanik, Chemie und Bakteriologie-Hygiene als Nebenfächer.

Vorlesungen und Kurse belegte ich bei folgenden Dozenten: K. Bernhard, M. Brenner, H. Dahn, H. Erlenmeyer, E. Flückiger, T. Freyvogel, M. Geiger-Huber, R. Geigy, C. Grob, L. Jenny, H. Löffler, H. Nüesch, A. Portmann, M. Reichel, M. Reiff, R. Schenkel, W. Stingelin, J. Tomcsik, H. Zoller.

Die vorliegende Arbeit entstand unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. Portmann an der Zoologischen Anstalt der Universität Basel.

d) Magen 190
e) Vorderdarm 191
f) Enddarm 191
4. Situation im Schlüpfmoment 192
B. *Postembryonale Phase* 193
1. Mitteldarmdrüse 193
a) Adulte Drüse 193
b) Umwandlung zur Adultstruktur 196
2. Eiweissack 202
3. Magen 203
4. Enddarm 204
5. Vorderdarmdrüsen 204
6. Fütterungsversuche 204
a) Futteraufnahme 204
b) Ungefütterte Tiere 205
c) Eiweissfütterung 205
d) Folgerungen aus den Fütterungsversuchen 208
IV. Vergleich mit Arioniden 209
A. *Lage und Ausdehnung der Mitteldarmorgane* 209
B. *Histologie* 211
1. Mitteldarmdrüse 211
2. Eiweissack 213
3. Magen 214
4. Futteraufnahme 214
V. Diskussion 214
Zusammenfassung 220
Résumé 220
Summary 221
Literaturverzeichnis 222

I. EINLEITUNG

Die Entwicklung der Pulmonaten unterscheidet sich stark von der Grundform der Gastropodenontogenese. Die typischen, für das frühzeitige freie Leben bestimmten Merkmale der Trochophora und des Veligers sind bei den Pulmonaten, die ihre Entwicklung innerhalb der Eihüllen durchlaufen, meistens weitgehend reduziert. In Anpassung an das Leben im Ei sind neue Strukturen entstanden. Diese stehen vor allem in Zusammenhang mit der Atmung und der Ernährung, die beim Pulmonatenembryo, der sich von der Umgebung abgeschlossen entwickelt, kompliziert wurden. Besonders die Aufnahme und die

Verarbeitung des im Ei enthaltenen Eiweisses, das, abgesehen von der geringen, in der Eizelle enthaltenen Dottermenge, anfänglich die einzige Nahrung darstellt, bedingen die Ausbildung besonderer, der Bewältigung der Nährstoffe dienender Strukturen.

Bei den Pulmonaten wird nach den Angaben aller Autoren frühzeitig ein im Mitteldarmbereich gelegener Abschnitt, der sogenannte Eiweissack, für die Eiweissverdauung differenziert. Über sein späteres Schicksal gehen jedoch in der Literatur die Meinungen stark auseinander. Nach den einen Autoren zerfällt er gegen Ende der Embryonalperiode, während andere einen Übergang in die Mitteldarmdrüse des Adulttieres angeben. In einzelnen Arbeiten werden zudem noch weitere eiweissverdauende Abschnitte erwähnt, die gleichfalls Teile der späteren „Leber" darstellen sollen (MEISENHEIMER (1898), GHOSE (1962)).

Die Untersuchungen von BLOCH (1938) haben die Verhältnisse für die Wasserpulmonaten geklärt. Sie zeigen, dass bei den Basommatophora der Eiweissack ein rein larvales Organ darstellt, das gegen den Schlüpfmoment zu zerfällt und später vollständig verschwindet. Weiterhin bestehen bleiben die Widersprüche zwischen den Arbeiten, in denen stylommatophore Arten Gegenstand der Untersuchung sind. Ein vollständiges Atrophieren des Eiweissackes wird bei diesen Formen nur von GHOSE (1962) für *Achatina* angegeben. Nach allen übrigen Autoren wird der Eiweissack in die adulte „Leber" mit einbezogen. Über den Anteil, den das Eiweissorgan an der Bildung der Mitteldarmdrüse nimmt, werden jedoch verschiedene Meinungen geäussert. GEGENBAUR (1851), FOL (1880), BROCK (1886) und CARRICK (1939) leiten die adulte „Leber" einzig aus dem Eiweissorgan ab. Nach JOURDAIN (1884) besteht neben dem sich zur Mitteldarmdrüse umbildenden Eiweissack noch eine „glande hépatique annexe". MEISENHEIMER dagegen nimmt als Ausgangspunkt der Leberentwicklung die Bildung zweier Magendivertikel an. Das Eiweissorgan soll sich später umwandeln und sich dem einen der Leberlappen angliedern. Ein alleiniges Hervorgehen der Mitteldarmdrüse aus zwei Magendivertikeln wird dort angegeben, wo ein vollständiger Zerfall des Eiweissorganes beschrieben wird, bei *Achatina* (GHOSE) sowie bei den Basommatophora (BLOCH).

Eine genauere histologische Darstellung der Entwicklungsvorgänge im Mitteldarmbereich wird in der Literatur nirgends gegeben. Von den früheren Autoren wurden vor allem die Frühstadien der Mitteldarmentwicklung ausführlicher behandelt; die weiteren Differenzierungen jedoch, die zum Erreichen der Adultstrukturen führen, sind nicht eingehender untersucht worden. In der vorliegenden Arbeit wurde deshalb versucht, die Mitteldarmorgane von ihrer Anlage bis zur definitiven Ausgestaltung zu verfolgen. Einerseits ging es darum zu ermitteln, welche Mitteldarmabschnitte für die Eiweissverdauung differenziert oder sonst in irgendeiner Weise von der embryonalen Ernährungsart beeinflusst werden. Anderseits stellte sich die Frage, ob der zur Eiweissverarbeitung speziali-

sierte Teil des Mitteldarmes auch bei den stylommatophoren Nacktschnecken ein rein larvales Nährorgan darstellt, wie für die Basommatophora nachgewiesen wurde, oder ob er die Vorstufe eines späteren Adultorganes bildet, das vorübergehend eine der embryonalen Ernährung angepasste Struktur annimmt und sich später zur Adultform umgestaltet.

Herrn Prof. Dr. A. Portmann danke ich herzlich für die Leitung der Arbeit. Ebenso gilt mein Dank Herrn Dr. L. Forcart für seine Hilfe beim Bestimmen des Materials und Frau E. Fioroni für ihre Ratschläge bei der Herstellung der Präparate.

II. MATERIAL UND METHODEN

Zur Untersuchung gelangten sechs Arten aus der Ordnung der Stylommatophora:

Deroceras reticulatum Müll. (Syn. *Agriolimax* Mörch)
Limax maximus L.
Limax cinereoniger Wolf
Arion rufus L.
Arion subfuscus Draparnaud
Helix pomatia L.

Die im Freien eingesammelten Schnecken wurden in Gefässen gehalten, deren Boden mit einer feuchten Erdschicht bedeckt war. Die Eier wurden aus den Behältern entfernt und zur Aufzucht meist in Petrischalen gebracht. Die gründlich gereinigten, in der Mitte der Schale aufgeschichteten Eier waren mit feuchtem Fliesspapier umgeben; die Eier selbst blieben dabei auf dem Trokkenen. Durch häufiges Lüften der Gefässe und regelmässiges Entfernen des Kondenswassers liess sich eine Verpilzung der Eier verhindern.

Die Embryonen wurden vor der Fixierung in Wasser aus den Eiern präpariert. Von den verschiedenen ausprobierten Fixiermitteln bewährten sich die sublimathaltigen (Susa nach Heidenhain, Sublimat-Eisessig nach Carrick, Kobaltnitrat-Sublimat nach Da Fano) am besten. Das Material wurde über Isopropyl-Alkohol in ein niedrigschmelzendes Paraffin geführt; der Aufenthalt in den höher prozentigen Alkoholen lässt sich dabei auf ein Minimum einschränken. Ein Sprödwerden des Eiweisses kann jedoch trotzdem nicht verhindert werden. Vollständige Schnittserien lassen sich nur durch ein Anquellen des Eiweisses erreichen. Die Schnittfläche der auf einem Schlittenmikrotom eingespannten Blöcke wurde, sobald die splitternden, eiweissenthaltenden Abschnitte des Embryos getroffen waren, einige Minuten mit einem nassen Wattebausch bedeckt. Das Objekt lässt sich danach meist über ein grösseres Stück wieder gut schneiden. Im Vergleich mit

ungequollenen und einzelnen in Celloidin eingebetteten Präparaten, liessen sich die durch die Quellungsmethode hervorgerufenen strukturellen Veränderungen gut feststellen.

Die Schnittdicke betrug meistens 5 μ. An Färbemethoden wurden benützt: Saures Hämalaun (n. Mayer) mit Benzopurpurin oder Orange G als Gegenfärbung, Azan, Hämatoxylin-Eosin-Lichtgrün (Prenant), Fuchsin-Melanilgelb-Lichtgrün (Millot) und die PAS-Methode (Mod. Anat. Basel).

Für die Lebendbeobachtung wurden die ersten Embryonalstadien mit Kokain, die späteren und bereits geschlüpfte Tiere mit MS 222 (Sandoz) betäubt.

Die Entwicklungsdauer der Schnecken ist stark von der Temperatur abhängig (auch KÜNKEL (1916)). Sie beträgt bei 18-20° C im Durchschnitt für die einzelnen Arten:

Deroceras	16-19 Tage
Limax	20-25 Tage
Arion	30-40 Tage.

Innerhalb eines Geleges verläuft die Entwicklung trotz gleichen äusseren Bedingungen nicht bei allen Embryonen gleich rasch, sodass der Schlüpfmoment durch individuell verschiedene Entwicklungsgeschwindigkeiten um mehrere Tage variieren kann. Es ist deshalb nicht möglich, für die einzelnen Entwicklungsschritte für alle Individuen geltende Altersangaben zu machen. CARRICK (1939) gliederte aus diesem Grund die Embryonalperiode in sechs Stadien auf, wobei sich seine Unterteilung auf äussere Merkmale stützt. Die äusserlich sichtbaren Entwicklungsschritte stellen aber nicht unbedingt auch Einschnitte in der Ausbildung der inneren Organe dar. In der vorliegenden Arbeit wurde deshalb die Embryonalperiode in drei Abschnitte unterteilt, die sich auf wichtige Stufen im Entwicklungsablauf des Mitteldarmes beziehen. Sie folgen sich mit fliessenden Übergängen.

III. UNTERSUCHUNGEN AN DEROCERAS

A. Embryonale Phase

1. Erste Periode

a) *Allgemeine Entwicklungsvorgänge*

Die früheste Entwicklungsperiode umfasst die Furchung und die Gastrulation des Keimes sowie die Ausbildung der ersten Organanlagen. Diese Entwicklungsschritte lassen einen Embryo entstehen, an dem sich äusserlich die Anlagen von Fuss, Mantel, Kopfblase und Tentakel zeigen (Abb. 1). Im Körper-

inneren sind Schalensack, Urniere, Oesophag, Magen, Darm und Eiweissack deutlich zu erkennen. Diese Frühphase ist von mehreren Autoren ausführlich beschrieben und in Abbildungen dargestellt worden: Für *Limax maximus* von Fol (1880), Kofoid (1893) und Meisenheimer (1897 und 1898); für *Deroceras* von Carrick (1939). Es werden deshalb in den folgenden Abschnitten einzig die Differenzierungsprozesse, die sich im entodermalen Gewebe abspielen, eingehender geschildert; sie sind als Ausgangspunkt für besondere Entwicklungsvorgänge im Mitteldarmsystem späterer Stadien wichtig.

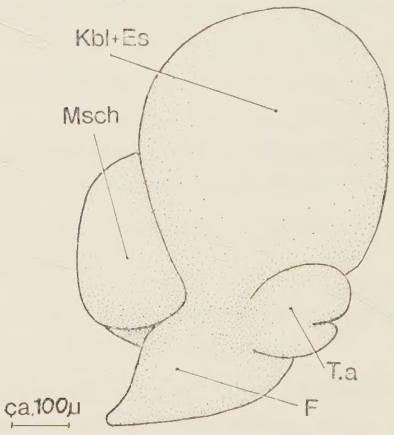


Abb. 1.

Embryo von *Deroceras* gegen Ende der ersten Entwicklungsperiode.
T. a. = Tentakelanlage.

b) *Eiweissack*

Bildung der Eiweissvakuolen

Die ersten Andeutungen einer Spezialisierung zeigen die Entodermzellen auf dem Stadium der späten Gastrula. Gleichlautende Angaben finden sich in den Arbeiten von Fol, Kofoid, Meisenheimer und Carrick.

Bei der frühen Gastrula stimmen die ins Innere verlagerten Zellen in ihrem Bau noch vollkommen mit den aussen gelegenen, ektodermalen überein. Am apikalen Zellrand, das heisst auf der gegen die Gastralhöhle gerichteten Seite der Zelle, liegen im Plasma mehrere kleine Vakuolen, die sich mit verschiedenen Farbstoffen anfärben. Im entgegengesetzten basalen Teil der Zelle ist der Kern enthalten.

Etwas später bildet sich in einem Teil der Zellen, die das Gastrallumen auskleiden, eine einzelne grössere Vakuole aus, die sehr rasch an Umfang zunimmt. Sie ist im mittleren Teil der Zelle zwischen Kern und kleinen apikalen Vakuolen gelegen. Von dieser Differenzierung ausgenommen bleiben einzig die Zellen des hintersten, nahe der Schalendrüse gelegenen Abschnittes.

Die weitere Vergrösserung der Vakuole führt zu einer starken Ausdehnung der einzelnen Zellen und damit auch des ganzen vakuolentragenden Bezirkes, der sich als rundlicher Sack nach vorn und dorsal vorzuwölben beginnt (Abb. 2). Es entsteht das auffällige Nährorgan des Embryos, das in der Literatur als Eiweissack, Eiweissorgan, „poche nourricière“ (Fol), „hepatic lobe“ (Carrick),

„sac vitellin“ (VAN BENEDEN und WINDISCHMAN (1841)), Dottersack (GEGENBAUR (1851), O. SCHMIDT (1851)), bezeichnet wird.

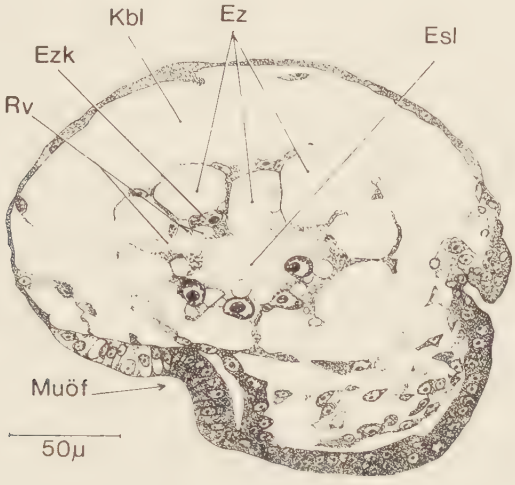


ABB. 2.

Junger Keim *(Deroceras)* ca. Mitte der ersten Entwicklungsperiode, leicht schräger Sagittalschnitt.

Eiweisszellkerne

Bald nach dem Erscheinen der zentralen Vakuole ändert der Kern seine Lage. Er rückt in den apikalen Teil der Zelle vor, wo er in die Nähe der kleinen Randvakuolen zu liegen kommt. In einzelnen Fällen schliesst er sich der gegen das Lumen gerichteten Zellmembran an.

Über die Lage der Kerne gehen in der Literatur die Ansichten auseinander. Die einen Autoren geben die Kerne am apikalen Zellrand gelegen an und bringen sie in Beziehung zur dort erfolgenden Eiweissaufnahme (RABL (1879), FOL (1880)). Nach anderen Beschreibungen finden sie sich auch basal oder seitlich. Die Verschiedenheit der Meinungen mag teilweise darauf zurückzuführen sein, dass nicht gleiche Schneckenarten zur Untersuchung verwendet wurden. Bei den Limaciden — das gleiche scheint auch für *Arion* und *Helix* zu gelten — ist der Kern auf diesen frühen Stadien in allen Zellen, die eine gut ausgebildete, grosse Vakuole enthalten, auf der dem Gastrallumen zugewandten Seite zu finden. (Abb. 2). Die gleiche Lage geht aus den Abbildungen in der Arbeit von CARRICK *(Agriolimax)* hervor, ohne dass sie dort allerdings erwähnt wird. Weiterhin wird sie von FOL betont, dessen Angaben sich sowohl auf die Styl- wie auch auf die Basommatophora beziehen. Nach den Befunden von BLOCH (1938) und RAVEN (1946) dagegen lässt sich beim Eiweissack der Basommatophora keine regel-

mässige Anordnung der Kerne feststellen. Sie können auf dem gleichen Schnittbild „bald auf dieser, bald auf jener Seite... der Zelle gelegen sein" (BLOCH).

Anfänglich sind die Kerne im ganzen Keim von ziemlich einheitlicher Grösse (Durchmesser ca. 8μ). Bei den Zellen des Eiweissackes tritt mit der Grössenzunahme der Vakuole auch eine Vergrösserung der Kerne auf. Am Ende dieser ersten Entwicklungsperiode beträgt der Durchmesser bei Kernen, die ihre mehr oder weniger kuglige Gestalt noch beibehalten haben, 15-20μ, bei länglichen Kernformen bis zu 25μ.

Später beginnen die Kerne ihre ursprünglich kuglige Gestalt zu verlieren. Die Schnitte zeigen zuerst vor allem ovale bis längliche Kerne, die sich häufig entlang dem apikalen Rand der Zelle erstrecken und einen guten Teil der gegen das Lumen gerichteten Seite einnehmen. Im Laufe der weiteren Entwicklung treten immer unregelmässigere Formen auf. Einzelne Kerne legen sich der grossen Vakuole, die sich oft gegen das Lumen leicht vorwölbt, an. Häufiger werden die Kerne durch die ihnen dicht anschliessenden Randvakuolen stark eingebuchtet (Abb. 3).

Die feine Granulierung des frühembryonalen Kernes ist verschwunden und in eine grobschollige Struktur übergegangen.

Auf frühen Embryonalstadien enthalten die Kerne aller Zellen mehrere Nukleolen. Ihre Anzahl wird allmählich reduziert, was auch RAVEN (1946) für *Lymnaea* erwähnt. In den Kernen der Eiweisszellen findet sich später nur noch je ein Nukleolus. Er dehnt sich gleichzeitig mit dem Kern sehr stark aus und erweitert seinen Durchmesser von 2-3μ bis auf 5-7μ. Er ist am häufigsten kuglig bis ovoid. Bei langgestreckten Kernen kann auch er eine längliche Form aufweisen, wobei in einzelnen Fällen eine Länge von 10μ festgestellt wurde. Unregelmässiger geformte Nukleoli wie sie RAVEN bei *Lymnaea* beschreibt, treten bei *Deroceras* nicht auf.

Die Nukleolen sind nie homogen, sondern zeigen in ihrem Inneren verschiedene Bezirke, die sich durch ihr färberisches Verhalten voneinander unterscheiden. Das Vorkommen solcher Strukturen ist nach MIRSKY/OSAWA (1961) und GRUNDMANN (1964) in zahlreichen Arbeiten für die verschiedensten Tierarten beschrieben worden. Auch RAVEN (1946) erwähnt bei frühen Stadien von *Lymnaea* eine stärker lichtbrechende Innenzone der Nukleoli, die anfangs auch in den Nukleolen der Vakuolenzellen auftritt, dort aber bald verschwindet. Bei *Deroceras* ist sie dagegen gerade in den Eiweisszellen besonders deutlich sichtbar (Abb. 2 und 3). Am häufigsten enthalten die Nukleolen im Zentrum eine einzelne Blase, die bei sehr starker Ausbildung den Nukleolus fast gänzlich ausfüllt (Abb. 3). Eine grössere Vakuole kann auch von einigen kleineren umgeben sein oder es finden sich in einem Nukleolus mehrere gleich grosse (Abb. 2). Bei der Hämalaun-Benzopurpurin-Färbung nehmen die Hauptmasse des Nukleolus einen intensiv blauen, die in ihr enthaltenen Vakuolen dagegen

einen grau-blauen oder roten Farbton an. Dabei können Vakuolen, die im gleichen Nukleolus gelegen sind, sich bei der Färbung unterschiedlich verhalten. Bisweilen ist einer blauen Vakuole eine kleinere, rotgefärbte Partie kappenartig angelagert.

Zur Eiweissaufnahme

RAVEN gibt an, dass der intrazellulären Verdauung des Eiweisses eine extrazellulär ablaufende vorangehe. Er bringt damit kleine, im Lumen liegende Bläschen in Zusammenhang, in denen er Sekretionsprodukte der Entodermzellen vermutet. Kleine, bläschenartige Strukturen sind auch bei *Deroceras* in der Nähe des Zellrandes zu erkennen. Bei den kleineren der am Zellapex gelegenen Vakuolen lässt sich auf frühen Stadien jedoch oft nicht entscheiden, ob sie intra-oder extrazellulär gelegen sind, was auch BLOCH bei *Lymnaea* erwähnt.

Nach BLOCH (1938) und RAVEN (1946) wird das aufgenommene Eiweiss zuerst in den kleineren Vakuolen angehäuft und gelangt dann nach einer chemischen Transformation in die grosse Vakuole. Das färberische Verhalten der Randvakuolen bekräftigt diese Annahme. RAVEN erwähnt, dass sich bei *Lymnaea* die grosse Vakuole in der Farbreaktion von den kleineren Randvakuolen unterscheidet, wobei die kleinen sich gleich anfärben wie das im Lumen des Eiweissackes gelegene Eiweiss.

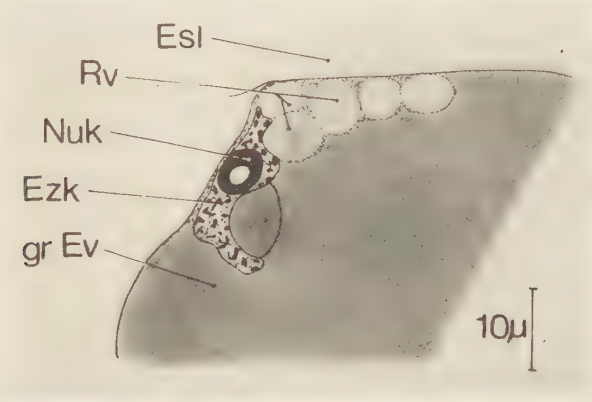


ABB. 3.

Schnitt durch die apikale Partie einer Eiweisszelle, Form und Lage des Kernes, Färbeunterschiede der Randvakuolen.
Nuk: Nukleolus.

Bei *Deroceras* ist diese Situation insofern noch deutlicher, als sich hier auch bei den Randvakuolen Färbeunterschiede ergeben (Abb. 3). Oft lässt sich an Zellen, die am apikalen Rand mehrere übereinandergelegene kleine Vakuolen

enthalten, die vom Lumen her fortschreitende Umsetzung deutlich verfolgen: Die äussersten, dem Eiweissacklumen anliegenden, entsprechen in der Färbung meist dem Lumeninhalt, die mittleren zeigen häufig Mischtöne, während die innersten gleich wie die grosse Vakuole angefärbt sind. Dem Kern können gleichzeitig kleine Vakuolen aller Farbvarianten anliegen.

Die auffällige Verlagerung der Kerne lässt sich mit einer aktiven Beteiligung des Kernes an den am Lumenrand stattfindenden physiologischen Prozessen in Zusammenhang bringen. MEISENHEIMER (1898) gibt zwar an, dass der Kern durch das starke Anschwellen der Vakuole beiseite gedrängt werde. Mit dieser rein mechanischen Deutung der Kernverlagerung ist jedoch nicht erklärt, weshalb der Kern in ausnahmslos allen grossen Vakuolenzellen auf die apikale Seite zu liegen kommt. Viel eher wäre eine durch den Vakuolendruck bedingte Verschiebung gegen die Zellbasis hin zu erwarten. Die Kerne bewegen sich jedoch dem vom Lumen her eindringenden Eiweiss entgegen. Ebenso lässt sich unmittelbar nach der Verlagerung auch an der Form der Kerne keine besondere Druckeinwirkung ersehen.

Eine analoge Kernwanderung beschreibt HOFFMANN (1902) bei den Entodermzellen des Prosobranchiers *Nassa*. Die Verlagerung der Makromerenkerne schreibt er der Wirkung der Schwerkraft zu, die für die Pulmonaten bei der unterschiedlichen Lage ihrer rund ums Lumen angeordneten Eiweisszellen als Ursache nicht in Betracht kommt. Bei den übrigen Entodermzellen, die in einer den Mitteldarmzellen der Limaciden vergleichbaren Weise Vakuolen ausbilden, nennt er die Verlagerung des Kernes gegen das Lumen zu eine Taxisform. Er vergleicht sie mit ähnlichen Vorgängen wie sie bei Drüsenzellen in Verbindung mit Sekretionsprozessen vorkommen.

Bei *Deroceras* weisen auch die übrigen Veränderungen, die sich während der Vakuolisierung am Kern zeigen, darauf hin, dass der Kern an den Stoffwechselvorgängen, die sich am apikalen Zellrand abspielen, beteiligt ist. Die Merkmale, die nur den Eiweisszellkernen zukommen oder an ihnen besonders deutlich ausgeprägt sind, deuten auf eine gesteigerte Aktivität der Kerne hin und lassen sich mit besonderen funktionellen Leistungen in Zusammenhang bringen.

Auch in dieser Hinsicht unterscheiden sich die untersuchten Stylommatophora-Arten von den Basommatophora. Bei den von BLOCH (1938) beschriebenen Süsswasserpulmonaten „lässt das histologische Bild der Kerne keine Schlüsse auf ihre Beteiligung an dieser Tätigkeit der Zellen" (= Eiweissaufnahme) „zu".

Auf welche Weise die Kerne in das Stoffwechselgeschehen eingreifen, lässt sich mit den hier angewandten gewöhnlichen histologischen Methoden nicht feststellen. RAVEN (1946) schreibt bei *Lymnaea* dem Nukleolus eine starke metabolische Aktivität zu. Er vermutet, dass die inneren Nukleolusblasen periodisch ins Nukleoplasma entleert werden. Zudem sollen vom 120-Zellstadium an bei *Lymnaea* ganze Nukleolen die Kernmembran durchbrechen und ins Cytoplasma zu liegen kommen. Auch bei *Deroceras* sind häufig Nukleolen, die in allen ihren

Strukturen vollständig erhalten sind, teilweise oder ganz ausserhalb des Kernes gelegen. Die Möglichkeit, dass nicht ein normaler physiologischer Vorgang, sondern ein technisches Artefakt vorliegt, ist bei *Deroceras* allerdings wahrscheinlicher. Für diese Annahme spricht die Tatsache, dass ausserhalb der Kerne gelegene Nukleolen eine häufige Erscheinung sind und sich auch bei Zellen des Bindegewebes wie der äusseren Körperdecke finden. In einzelnen Fällen wurden Nukleolen nicht nur extranukleär, sondern auch extrazellulär in Gewebelücken oder ausserhalb des Embryos im Eiweiss beobachtet. Sie dürften kaum mehr als in normaler Weise sekretiert zu betrachten sein.

c) *Kleinzelliger Mitteldarmabschnitt*

Magen

Wie schon erwähnt wurde, wird das Epithel des hintersten, nahe der Schalendrüse gelegenen Teiles der Gastralhöhle nicht in die Bildung des Eiweissackes mit einbezogen. Häufige Mitosen erhöhen die anfangs geringe Zahl dieser undifferenzierten Zellen rasch. Trotzdem bleibt dieser Abschnitt vorerst in seiner Ausdehnung weit hinter dem sich gewaltig ausbreitenden vorderen zurück.

Die kleinzellige Partie stellt die Anlage des Magens dar, aus der später noch weitere Teile des Mitteldarmes hervorgehen. Durch eine leichte Verengung in der Übergangszone wird die ursprüngliche Gastralhöhle in einen Magen- und einen Eiweissackabschnitt unterteilt (Abb. 6a). Bis zum Ende der ersten Entwicklungsperiode ist dieser Vorgang nicht sehr weit fortgeschritten; die beiden Organe stehen noch durch eine weite Öffnung miteinander in Verbindung. Die besonders gestaltete Übergangszone soll in einem späteren Abschnitt genauer beschrieben werden.

Die Zellen des Magenabschnittes sind kubisch bis zylindrisch. Sie messen in; der Höhe um 10-12 μ. Die apikale Hälfte der Zelle ist von dichtem Plasma erfüllt die basale wird fast vollständig vom Kern eingenommen.

Enddarm

Als Enddarm wird der vom Magen zum After führende Abschnitt des Verdauungskanales bezeichnet. Er geht nach CARRICK (1939) aus dem Entoderm hervor. Die Darstellung MEISENHEIMER's, der für *Limax* eine Ektodermeinstülpung als Darmanlage angibt, erscheint unwahrscheinlich. Die Entstehung des Darmes wurde hier nicht genauer verfolgt.

Am Ende der ersten Entwicklungsperiode zieht der Darm als gerades Rohr bis zum hinteren Mantelrand. Ein Durchbruch nach aussen ist noch nicht festzustellen. Er erfolgt jedoch wenig später, ungefähr in der Mitte der Embryonalzeit. Das späte Auftreten der Analöffnung wird auch von CARRICK für *Agriolimax*,

von MEISENHEIMER für *Limax* und von BLOCH für die Wasserpulmonaten angegeben, wo sie sogar erst nach dem zweiten Drittel der Embryonalzeit vorhanden ist.

Im histologischen Bau stimmt der kurze Darmabschnitt mit dem Magen überein.

Vorderdarm

Der Vorderdarm ist nach der Mehrzahl der Autoren bei den Pulmonaten vom Ektoderm herzuleiten. CARRICK allerdings rechnet bei *Agriolimax* den Oesophag ganz zu den entodermalen Darmteilen, während er nach MEISENHEIMER *(Limax)* aus Anteilen beider Keimblätter gebildet wird.

Die Mundöffnung entsteht, wie auch meist in der Literatur angegeben wird, an Stelle des Blastoporus.

Auf frühen Stadien enthalten auch die Zellen der Vorderdarmanlage apikal die kleinen, intensiv gefärbten Eiweissvakuolen, wie sie für die Ektodermzellen an der Aussenseite des Embryos typisch sind. Diese Differenzierung verschwindet bald, und die Zellen werden von einem gleichmässig dichten Plasma ausgefüllt.

Frühzeitig bildet sich der von verschiedenen Autoren erwähnte dorsale Längswulst aus, der mit cilientragenden Zellen besetzt ist. Die Cilien stellen eine transitorische Einrichtung dar, durch die während der Embryonalperiode das Eiweiss von der Mundöffnung zum Mitteldarm befördert wird. In diesen spezialisierten, bis zu 25 μ hohen Zellen tritt eine grössere Vakuole auf. Gleichzeitig rückt der Kern an den Apex der Zelle vor. Entgegen den Angaben von RAVEN (1958) und in Übereinstimmung mit der Darstellung von CARRICK (1939) trägt der dorsale Längswulst mehr als eine Reihe Cilienzellen. Sie setzen sich auf der Aussenseite des Embryos ein Stückweit gegen die Kopfblase fort (auch MEISENHEIMER und FOL). Die aussen gelegenen Zellen sind häufig grösser. Der Tätigkeit ihrer Cilien mag ein oft am lebenden Embryo beobachteter Eiweisstrom zuzuschreiben sein, der sich zwischen den Tentakelanlagen zur Mundöffnung bewegte. MEISENHEIMER erwähnt als einziger, dass bei *Limax* „hinter der Radulatasche auf eine kurze Strecke hin im Oesophag ähnlich vakuolisierte Zellen auftreten, wie sie der dorsale Wimperwulst zeigt". Bei *Deroceras* finden sich an dieser Stelle einige wenige Cilienzellen, die sich von den dorsalen durch ihre besondere Grösse unterscheiden.

Die Radulatasche stellt am Ende dieser ersten Periode bereits eine tiefe Aussackung der ventralen Vorderdarmwand dar. Es werden in ihr schon bald die ersten Zähne gebildet.

2. ZWEITE PERIODE

a) *Allgemeine Entwicklungsvorgänge*

Im Laufe der zweiten Entwicklungsperiode erfolgt vor allem eine weitere Ausgestaltung der in der ersten Embryonalphase angelegten Organe (Abb. 4).

Herz und Niere beginnen sich in der stark vergrösserten Mantelregion herauszudifferenzieren. Die Urniere ist jedoch weiterhin erhalten und ebenso beruht die Zirkulation allein auf der Tätigkeit von Kopfblase und Podocyste, die in diesem Entwicklungsabschnitt ihre grösste Ausdehnung erreichen. Kontraktionen des

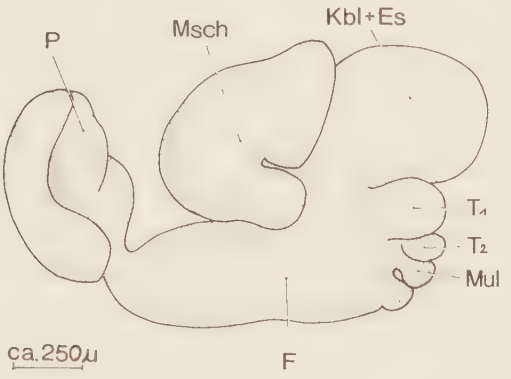


Abb. 4.

Deroceras am Ende der zweiten Entwicklungsperiode.

Mantelhöhlenbodens, wie sie sich bei *Limax* und *Helix* zur Unterstützung der Kopfblasen- und Podocystenbewegung finden, liessen sich bei *Deroceras* nicht beobachten. In der Kopfregion bilden sich die Tentakel und Mundlappen aus. Gleichzeitig wächst der Ganglienkomplex heran. Nähere Angaben über diese allgemeinen Entwicklungsschritte finden sich für *Deroceras* bei Carrick, für *Limax* bei Meisenheimer.

Für die Entwicklung des Verdauungssystemes sind die Bildung grösserer Mitteldarmdrüsenabschnitte und das Eindringen der Organe in den Fuss von besonderer Bedeutung.

b) *Eiweissack*

Die Vergrösserung des Eiweissackes setzt sich in der zweiten Periode fort. Die Eiweissaufnahme geht weiter, und der Umfang der Vakuolen nimmt kontinuierlich zu. Das höchste Ausmass erreicht die Eiweissanhäufung in den Eiweisssackzellen ungefähr am Ende dieses Entwicklungsabschnittes. Die Ausdehnung der Zellen erfolgt in allen Richtungen, sodass die grössten Vakuolenzellen schliesslich sowohl in der Höhe als auch in der Breite meistens mehr als 100µ, oft um 150µ messen. Als Höchstwerte wurden bei den in der Sackspitze gelegenen Zellen Seitenlängen von 200µ festgestellt. Der Grad der Vakuolisierung ist äusserst variabel und schwankt von Individuum zu Individuum. Auf die

Tatsache, dass sich im gleichen Embryo nebeneinander Eiweissvakuolen von sehr unterschiedlicher Grösse finden, wird später noch einmal hinzuweisen sein.

Die grosse, prallgefüllte Vakuole buchtet die Zelle sowohl gegen die Lumen- wie gegen die Aussenseite des Eiweissackes, wo sich nicht der Druck benachbarter Zellen entgegenstellt, stark aus. Der durch die Kopfblase ausgeübte Druck kann am Eiweissack die Bildung von Eindellungen hervorrufen. Vor allem bei den grossen Limacidenarten treten häufig solche Verformungen auf, die sich beim Weichen des Druckes (Narkotika, Verletzungen) wieder ausgleichen.

In der gegen das Lumen gerichteten Zellkuppe sind oft keine kleinen Vakuolen mehr zu finden. Sie haben sich gegen den zwischen zwei Zellen liegenden, zwickelförmigen Einschnitt hin konzentriert, wo sie häufig zu mehreren übereinander liegen. Die weiterhin unterschiedliche, teils dem Lumen-, teils dem Vakuoleninhalt entsprechende Färbung der Randvakuolen deutet an, dass die Eiweissaufnahme und -verarbeitung noch voll im Gange ist.

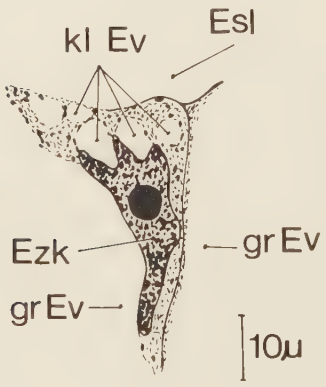


Abb. 5.
Eiweisszellkern, im apikalen „Zwickel", zwischen zwei Eiweissvakuolen gelegen.

Zu Beginn dieses Entwicklungsabschnittes macht sich erneut eine Lageveränderung des Kernes bemerkbar. Diese zweite Wanderung erstreckt sich über eine längere Zeitspanne als die erste und erfolgt über verschiedene Zwischenstufen. Sie bringt den Kern schliesslich gegen den Schlüpfmoment zu wiederum in seine ursprüngliche, basale Ausgangslage zurück. Vorerst verlagert er sich gleich wie die Randvakuolen aus der vorgebuchteten Partie gegen den seitlichen Rand der Apikalseite. Er kommt in den „Zwickel" zu liegen, wo er sich der Längsseite der Zelle entlang streckt (Abb. 5). Manche Kerne stossen bis gegen das Lumen des Eiweissackes vor, häufiger sind zwischen Zellrand und Kern eine bis mehrere kleine Vakuolen gelegen. Diese Lage wird meistens während längerer Zeit beibehalten. Allerdings erfolgt, wie schon bei der ersten Verlagerung erwähnt wurde, der Bewegungsablauf nicht synchron, sodass auf einem Schnitt die Kerne unterschiedliche Stellungen zeigen können.

Gleich wie bei der ersten Verschiebung, die zur apikalen Lage der Kerne führte, scheinen auch für die rückläufige Bewegung nicht physikalische Kräfte verantwortlich zu sein. Sie mögen in gewissen Situationen mit dazukommen, als Ursache für die Wanderung sind sie auch hier nicht anzusehen. Auffällig ist vor allem, dass die Rückbewegung einsetzt, bevor die höchste Entwicklungsstufe der Zellen erreicht ist.

Die an der Längsseite der Zelle zwischen Zellmembran und der wachsenden Vakuole eingeengten Kerne nehmen die Form von flachen Scheiben an. Kerne, die beim Schneiden von der Schmalseite getroffen wurden, stellen bis zu 35μ lange und oft weniger als 5μ breite Stäbchen dar. Die Randvakuolen, die dem Kern anliegen, bestimmen weiterhin seine Form. Vor allem das apikale Kernende, das am stärksten zwischen die kleinen Vakuolen eingebettet ist, ist stark unregelmässig geformt (Abb. 5).

Auf diesem Stadium enthalten die Eiweisszellkerne häufig mehrere Nukleolen.

Zellvermehrung

Die Ausdehnung des Eiweissackes ist nicht nur allein auf die starke Grössenzunahme der einzelnen Zellen zurückzuführen, sondern auch auf die fortlaufende Vermehrung der vakuolisierten Zellen.

Bei einem der Gastrula folgenden Stadium sind auf einem Medianschnitt ungefähr 8-12 Vakuolenzellen um die Gastralhöhle gelagert (Abb. 2). Das Lumen des vollausgebildeten Sackes umgeben dagegen im Durchschnitt um 30 Zellen (Abb. 9). Das bedeutet, dass die Zahl der Eiweisszellen im Laufe der Entwicklung zunimmt. Eine grosse Zahl von Schnittserien wurde auf Mitosestadien innerhalb der Eiweissackzellen durchgesehen. Es liessen sich jedoch keine Anzeichen von Kernteilungen finden. Zu einem gleichen negativen Ergebnis kam auch Bloch bei ihren Untersuchungen an *Lymnaea* (1938).

Es ist anzunehmen, dass die Eiweisszellkerne in der Phase der intensiven Eiweissverarbeitung, während derer sie in stark unregelmässiger Form vorliegen, sich nicht teilen. Erst später — wenn sie bei der Umwandlung des Eiweissackes zu einem Abschnitt der adulten Mitteldarmdrüse normalere Ausmasse annehmen — sind sie anscheinend wieder zur Teilung befähigt. Die Vergrösserung und Verformung der Kerne setzt aber ein, bevor die endgültige Zahl der Eiweisszellen erreicht ist. Da im Eiweissack alle Zellen zu Vakuolenzellen umgebildet sind, ist zu vermuten, dass die Zellvermehrung nicht im Eiweissorgan selbst erfolgt.

Bei den Limaciden sind Mitosestadien im hinteren, kleinzelligen Mitteldarmteil auffällig häufig. Es zeigt sich, dass diese starke Kernteilungsaktivität nicht nur zur Vergrösserung des Magenabschnittes führt, sondern auch zur Vermehrung der Eiweisszellen beiträgt. Während sich die Vakuolen in den wenigen ersten Eiweisszellen des Gastrulastadiums vergrössern, entstehen auch in einigen undifferenzierten Mitteldarmzellen, die sich unmittelbar an das Eiweissorgan anschliessen, Vakuolen. Diese dehnen sich ebenfalls aus und gleichzeitig werden die nächsten, weiter innen gelegenen Entodermzellen von der Vakuolisierung erfasst und dem Eiweissack angegliedert. Diese Prozesse von Neubildung einerseits und Vergrösserung bereits gebildeter Eiweisszellen anderseits laufen neben-

einander fortwährend weiter. Der erste dieser beiden Vorgänge, die Vergrösserung des Eiweissackes durch Zellvermehrung, erfolgt einzig am inneren Ende des Organs; der zweite, die Vergrösserung durch Volumenzunahme der einzelnen Zellen, dagegen im ganzen Organ, vor allem aber an seinem äusseren Ende.

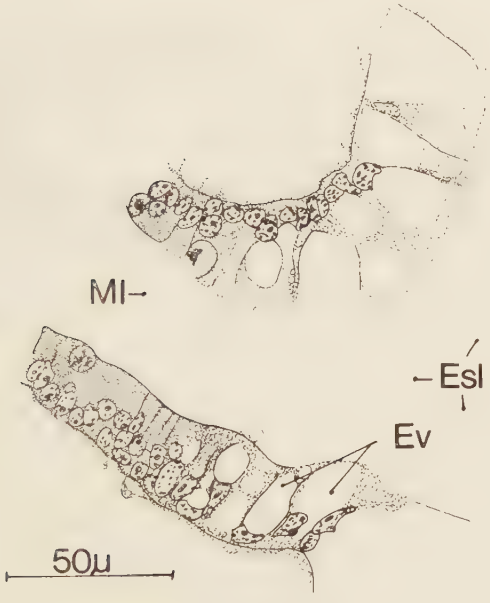
Die später entstehenden Eiweisszellen erreichen auch in ihrer endgültigen Ausdehnung nicht die Grösse der zuerst gebildeten. Es zeigt sich vielmehr eine kontinuierliche Grössenabnahme von den riesigen, in der Spitze des Eiweisssackes gelegenen Zellen zu den innersten vollausdifferenzierten und schliesslich über die erst heranwachsenden und entstehenden Eiweisszellen bis zum undifferenzierten Epithel (Abb. 6 und 7). Der gleiche allmähliche Übergang äussert sich auch in der Lage der Kerne, die wie schon erwähnt wurde, in den grossen Vakuolenzellen vorerst noch im apikalen Teil der Zelle, bei den erst unvollständig ausgebildeten Eiweisszellen häufig in der Mitte und im kleinzelligen Mitteldarmabschnitt ganz basal zu finden sind. Ein gleicher Gradient lässt sich entsprechend für die Kerngrösse und den Grad der unregelmässigen Kerngestaltung nachweisen. Dies schränkt somit die Geltung der Angaben, die in früheren Abschnitten über die Merkmale der Eiweisszellen gemacht wurden, ein. Die genannten Eigenschaften kommen in ihrer ausgeprägtesten Form, wie immer betont wurde, nur den grössten Eiweisszellen zu, während sie in kleineren oft weniger deutlich sind oder fehlen.

In drei älteren Arbeiten über *Limax agrestis* wird gleichfalls eine stete Vergrösserung des Eiweissackes erwähnt. Die Angaben sind jedoch ungenau und entsprechen nicht überall der Wirklichkeit. Nach VAN BENEDEN und WINDISCHMANN (1841) vermehren sich die „Vitelluszellen", wobei sie im inneren Teil des Eiweissackes immer kleiner werden. GEGENBAUR (1851) beschreibt eine Zunahme der Zellzahl durch Teilung der Dotterzellen, die in der Nachbarschaft der Darmanlage liegen. O. SCHMIDT (1851) schildert eine frühzeitig auftretende Verlängerung des Dottersackes in den hinteren Teil des Körpers, die aus mehreren von kleinen Dotterkügelchen erfüllten Lappen bestehen soll. Wie im folgenden gezeigt werden wird, stellen diese Lappen nicht eine Erweiterung des eigentlichen Eiweissackes dar; es handelt sich dabei vielmehr um Abschnitte der Mitteldarmdrüse, die in ähnlicher Weise wie das Eiweissorgan strukturiert sind.

Die fortlaufende Vergrösserung des Eiweissorganes und der unmerkliche Übergang in den Magenabschnitt unterscheiden die Limaciden von den Basommatophora, bei denen die Eiweissackentwicklung ganz anders verläuft. Nach BLOCH (1938) hört bei den Wasserpulmonaten die Vermehrung der Eiweisszellen frühzeitig auf. Die Erweiterung des Eiweissorganes erfolgt nur noch durch das fortgesetzte Wachstum der bereits vorhandenen Eiweisszellen, „sodass also der Eiweissack inmitten der wachsenden Gewebe des Embryos als ein Organ erscheint, das seine Entwicklung bereits vollendet hat". Die Vakuolenzellen sind von

annähernd gleicher Grösse, und gross- und kleinzelliger Abschnitt deutlich voneinander abgesetzt. Bei Fol (1880) findet sich eine ähnliche Darstellung des Eiweissackes, die sich allerdings sowohl auf die Bas- als auch auf die

a) Übersicht, Sagittalschnitt von *Deroceras*,



b) Ausschnitt aus *a)*.

Abb. 6.

Übergang zwischen Eiweissack und Magen.

Stylommatophora bezieht. Vakuolisiertes und kleinzelliges Epithel sind nach seiner Schilderung „des régions nettement limitées et ne présentent pas de transitions".

c) *Mitteldarmdrüse*

Rechter Abschnitt

Gegen Ende der ersten Hälfte der Embryonalperiode beginnt sich eine nach hinten gerichtete Aussackung des Magens abzuzeichnen, die sich sehr rasch vergrössert. Das starke Wachstum geht deutlich aus dem gehäuften Auftreten von Mitosestadien hervor. Der vorwachsende Abschnitt dehnt sich ventral vom Abgang des Darmes gegen die Schalendrüse aus. Das hintere Ende des Darmes hat sich der Mantelöffnung folgend auf die rechte Seite des Körpers verlagert, wodurch die Bildung der ersten Darmschleife zustande gekommen ist. Der Darm verlässt den Magen auf der rechten Seite in dorsaler Richtung und führt in der Mediane nach hinten, wo er nun vor der Schalendrüse nach vorn und rechts umbiegt. Dieser Darmschlinge legt sich die Magenausstülpung von der ventralen Seite her an und dehnt sich nach links und rechts weiter aus.

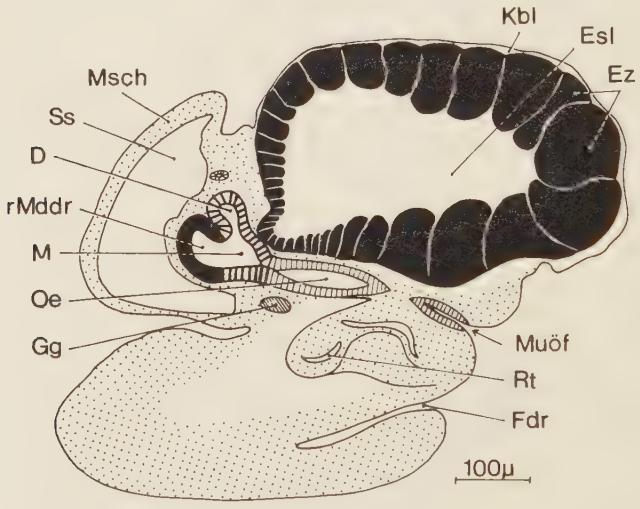


Abb. 7.

Anlage des rechten Mitteldarmdrüsenabschnittes,
Sagittalschnitt von *Deroceras* zu Beginn der zweiten Entwicklungsperiode.

Eine ähnliche Situation, wie sie aus Abbildung 7 ersichtlich ist, zeigt Carrick (1939) in seiner Figur 32. Sicherlich gehört mindestens der hinterste Abschnitt des Mitteldarmteiles, der nach seiner Darstellung mit „stomach" bezeichnet wird, dem eben beschriebenen Magenauswuchs an. Die starke Vergrösserung und die Veränderungen, die in den nächsten Stadien in der histologischen Struktur des auswachsenden Epithels sichtbar werden, zeigen jedoch deutlich, dass es sich bei diesem, gegen die Schalendrüse zu sich ausdehnenden Divertikel nicht um

eine Vergrösserung des Magens, sondern um die Anlage eines neuen Organs handelt. Es stellt in der endgültigen Ausgestaltung den Hauptanteil der adulten Mitteldarmdrüse dar. Deren Entstehung ist somit analog zu den für *Limax* vorliegenden Angaben (MEISENHEIMER 1898) auch bei *Deroceras* zur Hauptsache auf eine vom Magen aus erfolgende Divertikelbildung zurückzuführen. Wie ein Vergleich mit *Limax* zeigt, entspricht dieser nach hinten gerichtete Abschnitt, der keine direkte Verbindung mit dem Eiweissack aufweist, dem von MEISENHEIMER als rechten Leberlappen bezeichneten Teil der Mitteldarmdrüse. Die topographischen Verhältnisse des Organs weichen jedoch bei den beiden Limacidenarten stark voneinander ab, was auch von SIMROTH (1885) erwähnt wird. Trotzdem dieser Abschnitt eigentlich entsprechend seiner späteren Lage als „hinterer" Mitteldarmdrüsenteil zu bezeichnen wäre — im Unterschied zu einer zweiten, im folgenden noch zu erwähnenden „leberbildenden Anlage", die im vorderen Teil des Körpers gelegen ist — werden in den weiteren Ausführungen die mit *Limax* übereinstimmenden Bezeichnungen übernommen, die auch von SIMROTH verwendet wurden.

Das auswachsende Epithel besteht aus den gleichen dichtgedrängten, hochprismatischen Zellen, wie sie für den Magen typisch sind. Anfänglich ist das Cytoplasma gleichmässig dicht und in der ganzen Zelle regelmässig verteilt. Auf einem etwas fortgeschritteneren Stadium, bei dem die Mitteldarmdrüsenanlage bereits eine beträchtliche Ausdehnung erlangt hat, bildet sich in der Mitte einzelner Zellen eine Vakuole aus. Sie liegt in basaler Richtung dem Kern an. Stets entsteht pro Zelle nur eine Vakuole (Abb. 20a).

Die Zellen, die sich durch den Besitz einer Vakuole auszeichnen, treten anfänglich in geringer Zahl zerstreut zwischen den undifferenzierten Zellen auf.

Im Laufe der weiteren Entwicklung vergrössern sich die Vakuolen bis sie schliesslich die Zelle ganz ausfüllen und sie nach allen Seiten, vor allem aber gegen das Mitteldarmdrüsenlumen zu, stark ausdehnen. Das Cytoplasma liegt nur noch als dünne Schicht der Zellmembran an (Abb. 15, Ez; Abb. 20b). Die einen Zellen der Mitteldarmdrüsenanlage haben damit einen Bau angenommen, der weitgehend dem der Eiweissackzellen entspricht. Der Kern allerdings behält seine basale Lage bei und zeigt vorerst in der Form keine Veränderungen. Auch im färberischen Verhalten stimmen diese Vakuolen mit den grossen, in den Zellen des Eiweissorganes gelegenen überein. Es ist daher anzunehmen, dass den vakuolisierten Mitteldarmdrüsenzellen eine gleiche Funktion zukommt wie den Eiweisssackzellen, sodass sie ihrer vorläufig noch geringen Ausdehnung entsprechend in bescheidenem Masse die Arbeit des Eiweissorganes unterstützen.

Auffällig ist allerdings, dass bei den Mitteldarmdrüsenzellen die kleinen Randvakuolen fehlen, die in den Zellen des Eiweissackes während der Bildung der grossen Vakuolen besonders ausgeprägt sind und die Eiweissaufnahme

dokumentieren. Es liess sich nicht erkennen, in welcher Weise bei den Vakuolenzellen der Mitteldarmdrüse die Aufnahme und Umwandlung der im Mitteldarmdrüsenlumen gelegenen Substanz vor sich geht, die sich auch hier deutlich in der Färbung von den intrazellulär gespeicherten Stoffen unterscheidet.

Fortwährend werden weitere Zellen von der Vakuolisierung erfasst. Die Zahl der undifferenzierten bleibt jedoch stets grösser. Von stark sich ausdehnenden Vakuolenzellen werden die kleinen, undifferenzierten beiseite geschoben und zwischen den grossen Zellen zusammengedrängt.

Die undifferenzierten Zellen lassen durch ihre starke Teilungsaktivität dauernd neue Zellen hervorgehen. Ob die bereits vakuolisierten Zellen gleichfalls zur Zellvermehrung beitragen, liess sich nicht feststellen. Es ist aber anzunehmen, dass die Eiweisszellen allein der Ernährung dienen, und das Wachstum des Organes ganz auf die nicht spezialisierten Zellen zurückzuführen ist.

Im Gegensatz zum Eiweissack, der für die Entstehung neuer Eiweisszellen an seinem inneren Ende eine eigentliche Sprossungszone zeigt, erfolgt hier sowohl die Zellvermehrung als auch die Bildung weiterer Vakuolen in allen Teilen der Drüse. Die ursprünglich weite Verbindung mit dem Magen verengt sich allmählich, sodass sich die Mitteldarmdrüse auch in topographischer Beziehung klar vom Magen abhebt.

Zellvermehrung und -vergrösserung führen zu einer starken Ausdehnung des Organes. An mehreren Stellen stossen Teile der Drüse von ventral zwischen die verschiedenen Schleifen, in die sich der Darm unterdessen gelegt hat, in dorsaler Richtung vor und breiten sich um den Darm aus. Der rechte Mitteldarmdrüsenabschnitt und die Darmschlingen nehmen schliesslich ventral von den vorerst noch wenig ausgedehnten Herz- und Nierenanlagen den Hauptteil des stark vergrösserten Mantelbezirkes ein (Abb. 7). Von dort aus werden sie am Ende dieser zweiten Periode, wie später beschrieben wird, in den Fuss verlagert.

Linker Abschnitt

Meisenheimer (1898) beschreibt für *Limax maximus* einen zweiten Magendivertikel, bei dem es sich um die Anlage eines weiteren „leberbildenden Abschnittes“ handelt. Nach seiner Darstellung verschiebt sich diese zweite Magenausbuchtung, die nach der für *Limax* geltenden Nomenklatur als linker Leberlappen bezeichnet wird, immer stärker nach links. Sie nimmt die Kommunikationsstelle mit dem Eiweissorgan, die ursprünglich dem eigentlichen Magensack angehörte, völlig in sich auf und sondert sich bis auf eine schmale Verbindung vom Magen ab. Dieser zweite Divertikel erwies sich, im Gegensatz zu *Deroceras*, auf Schnittserien von *Limax* als sehr viel ausgedehnter als der erste. Er breitet sich nicht nur in ventraler Richtung stark aus, sondern streckt sich mit einem grösseren Zipfel auch gegen dorsal und hinten gegen die Schalendrüse vor.

Bei *Deroceras* verschiebt sich der ursprünglich median gelegene Übergang zwischen Magen und Eiweissack schon früh gegen die linke Körperseite. Ungefähr in der Mitte der zweiten Entwicklungsperiode bildet sich am Magen eine gegen hinten gerichtete Ausbuchtung, die sich nach vorn und dorsal in das Eiweissorgan fortsetzt (Abb. 8 und 12). Eine anfängliche vollständige Trennung vom Eiweissack, wie sie MEISENHEIMER für *Limax* beschreibt, liess sich bei *Deroceras* nicht feststellen. Der Divertikel gliedert sich bis auf eine enge Öffnung vom Magen ab. Der Magen verliert gleichzeitig die direkte Verbindung mit dem Eiweissorgan, das sich nun ganz in den linken Magendivertikel fortsetzt. Dieser neuentstandene Mitteldarmabschnitt stellt den Hauptanteil des späteren linken Mitteldarmdrüsenlappens dar. Er wächst an der linken Seite des Magens vorbei gegen ventral vor. Gleichzeitig verlagert sich auch die Mündungsstelle in den Magen, die schliesslich an die Ventralseite des Magensackes zu liegen kommt (Abb. 8). Im Unterschied zu *Limax maximus* dehnt sich bei *Deroceras* der linke Mitteldarmdrüsenabschnitt nicht gegen dorsal aus.

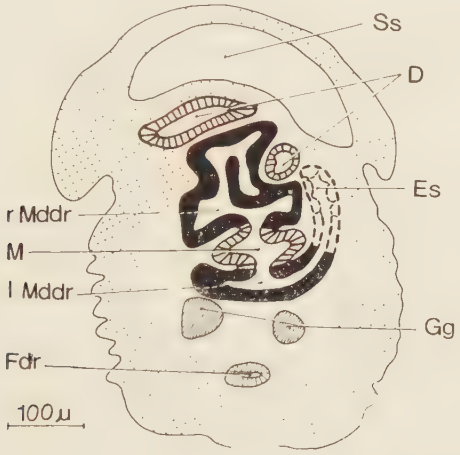


ABB. 8.

Querschnitt *(Deroceras)*, Mitte der zweiten Entwicklungsperiode;
der Übergang in den Eiweissack (gestrichelte Partie) liegt einige Schnitte weiter vorn.

Der vom Magen abgehobene Divertikel besteht anfänglich aus undifferenzierten, kubischen Zellen. Bald treten jedoch auch in diesem Abschnitt Vakuolen auf. Gleich wie beim rechten Mitteldarmdrüsenteil werden auch hier nicht alle Zellen von der Vakuolisierung erfasst. Die undifferenzierten Zellen zeichnen sich durch eine starke Teilungsaktivität aus. Da sie im ganzen Abschnitt verstreut liegen, erfolgt nun in der inneren Fortsetzung des Eiweissackes die Neubildung und Vakuolisierung der Zellen im ganzen Epithel verteilt und nicht mehr in einer eigentlichen Vermehrungs- und Vakuolisierungszone.

Eiweissack und Mitteldarmdrüsenabschnitt lassen sich weder auf Grund von topographischen noch von strukturellen Gegebenheiten klar gegeneinander abgrenzen. Der Umfang der Eiweissvakuolen nimmt von den in der Sackspitze gelegenen Zellen allmählich gegen innen ab, bis er eine einheitliche, den Eiweisszellen der rechten Mitteldarmdrüse entsprechende Grösse aufweist. (Abb. 8, 9, 12, 13.) Eine gewisse Unterteilung ergibt sich einzig durch das Fehlen oder Vorkommen von undifferenziert gebliebenen Zellen; solche sind im inneren Abschnitt vorhanden, fehlen aber, wie schon erwähnt wurde, im äusseren vollständig. Diese „Grenze" ist bei den einzelnen Individuen unterschiedlich weit dorsal gelegen. Es besteht zudem die Möglichkeit, dass im Laufe der weiteren Entwicklung vorerst unvakuolisierte Zellen gleichfalls noch von der Vakuolisierung erfasst werden und die Trennlinie zwischen vollständig und unvollständig vakuolisiertem Bezirk sich somit verschiebt.

Wenn im folgenden trotz des Fehlens einer genau definierbaren Grenze Eiweissack und Mitteldarmdrüsenabschnitt unterschieden werden, so beziehen sich die beiden Bezeichnungen nicht auf zwei voneinander getrennte Organe; sie dienen lediglich der Sonderung eines extrem und total vakuolisierten Bezirkes von einer weniger stark differenzierten Zone. Der Übergang zwischen den beiden Abschnitten ist ein fliessender.

d) *Magen*

Die Ausbildung der beiden Magendivertikel stellt die einzige Änderung dar, die sich während der zweiten Entwicklungsperiode am Magen ergibt. Die weiten Übergänge in die beiden Mitteldarmdrüsenabschnitte verengen sich, sodass am Ende dieser Entwicklungsperiode der Magen deutlich von diesen abgesetzt ist und nur noch durch schmale Öffnungen in sie einmündet. Im Vergleich zur raschen und starken Ausdehnung von Mitteldarmdrüse und Darm ist die Vergrösserung des Magens gering.

In der histologischen Struktur bleibt das Magenepithel unverändert. Es besteht weiterhin aus undifferenzierten, zylindrischen Zellen, die an manchen Stellen Tendenz haben, in eine mehr kubische Zellform überzugehen. Mit dieser leichten Verminderung der Zellhöhe kündigt sich eine Umwandlung des Epithels an, die jedoch erst in der nächsten Entwicklungsperiode deutlich wird.

e) *Enddarm*

Besonders starke Wachstumsvorgänge spielen sich im Darmabschnitt ab. Das kurze, blind endigende Darmrohr wächst zu Beginn dieser zweiten Entwicklungsphase sehr rasch zu einem engen schmalen Schlauch aus. Das späte Erscheinen der Afteröffnung und die durch die Verlagerung der Mantelöffnung bewirkte Bildung der ersten Darmschlinge sind bereits erwähnt worden. Zu dieser einen Schleife treten weitere hinzu, sodass der Darm sich schliesslich in vier

Windungen legt. Sie sind in topographischer Beziehung bereits jetzt in der für das Adulttier typischen Weise ausgebildet. Ihre genaue Lage zwischen den Mitteldarmdrüsenteilen ist von SIMROTH (1885) beschrieben worden.

Das Darmepithel zeigt keinerlei Differenzierung. Im Gegensatz zu den übrigen Abschnitten des Verdauungssystemes ist das Enddarmlumen ohne Inhalt.

f) *Vorderdarm*

Entsprechend den allgemeinen Wachstumsvorgängen, die Mundöffnung und Magen immer weiter auseinanderweichen lassen, dehnt sich der Vorderdarm gleichfalls stark in der Länge aus. Er ist an seinem inneren Ende nicht deutlich vom Magen abgesetzt, sondern geht allmählich in diesen über. Die beiden Abschnitte stimmen in ihrer histologischen Struktur überein und lassen sich somit auch nicht auf Grund ihres Baues gegeneinander abgrenzen. Im vorderen Teil fallen weiterhin die median gelegenen dorsalen und ventralen Cilienzellen auf, deren Zahl sich noch vergrössert hat. Besonders deutliche Fortschritte zeigen sich während dieser Periode in der Ausgestaltung der Buccalregion. MEISENHEIMER (1898) hat für *Limax* die Ausbildung der verschiedenen Falten und Taschen eingehend beschrieben. Die Absonderung der Radulazähne hat nun eingesetzt. Am Ende dieser Entwicklungsperiode ist bereits eine grössere Anzahl Zähne deutlich ausgebildet.

g) *Organverlagerung*

Mit Ausnahme des Vorderdarmes und des Eiweissackes, der sich gegen dorsal und aussen vorwölbt, ist das ganze Verdauungssystem anfänglich im Mantelbezirk gelegen (Abb. 7). In der späteren Embryonalphase finden sich jedoch wie im adulten Tier sämtliche Organe im Fuss vor. Im Gegensatz zu den schalentragenden Pulmonaten, bei welchen der Eingeweidesack vom Mantel umhüllt bleibt, spielen sich bei den Nacktschnecken umfangreiche Verlagerungsprozesse ab, in deren Verlauf die Organe von ihrem dorsal gelegenen Entstehungsort allmählich in den Fuss gelangen. MEISENHEIMER (1898) hat diese Verschiebung für *Limax* genauer dargestellt, sodass hier nur noch die für *Deroceras* geltenden Besonderheiten zu erwähnen sind. Die Haut der Limacidenembryonen ist durchsichtig und ermöglicht, dass diese Vorgänge am lebenden Tier beobachtet werden können.

Bei *Deroceras* geht der Verlagerung eine auffällige rasche und starke Vergrösserung des Fusses unmittelbar voraus. Auch hier erscheint anschliessend, wie für *Limax* angegeben wird, als erster Organabschnitt ein Teil der linken Mitteldarmdrüse im Fuss. Das Vorrücken dieses im vorderen Teil des Körpers gelegenen Mitteldarmdrüsenabschnittes in ventraler Richtung ist jedoch vorerst nicht auf eine Verlagerung, sondern, wie bereits früher gezeigt wurde, auf Wachstumsvorgänge zurückzuführen. Demgegenüber beruht das Erscheinen der hin-

teren oder rechten Mitteldarmdrüse im Fussbezirk auf einer Verschiebung. Dieser Drüsenabschnitt wird als ganzer Komplex mitsamt den in ihm eingebetteten Darmschlingen gegen ventral verlagert und kommt hinter den vorderen Abschnitt zu liegen. Auf der rechten Seite wird der gleichzeitig absteigende Magen sichtbar. Eine mit den Verlagerungsvorgängen in Verbindung stehende Torsion von Eiweissack, Magen und Darm, wie sie von Fol beschrieben wird, lässt sich in Übereinstimmung mit Meisenheimer nicht feststellen.

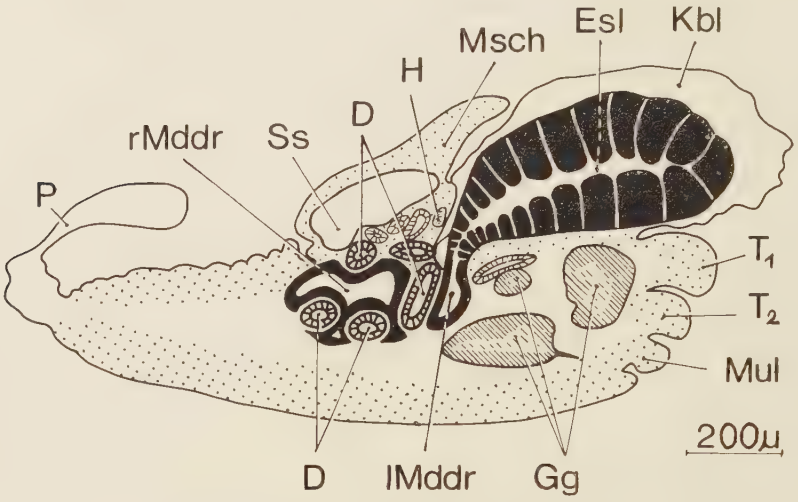


Abb. 9.
Sagittalschnitt *(Deroceras)* am Ende der zweiten Entwicklungsperiode.

Am Ende dieser zweiten Entwicklungsperiode sind die Organe des Mitteldarmsystems mit Ausnahme des Eiweissackes unter dem bereits stark abgeflachten Mantelschild, ventral von Herz und Niere, als kleiner, im Vergleich mit späteren Stadien (Abb. 11) noch wenig ausgedehnter Organknäuel im weiten Fussraum gelegen (Abb. 9).

3. Dritte Periode

a) *Allgemeine Entwicklungsvorgänge*

Während dieser letzten Phase der Embryonalentwicklung verschwindet der Eiweissack von der Aussenseite des Körpers. Gleichzeitig werden Kopfblase und Podocyste, die auffälligen embryonalen Zirkulationsorgane, allmählich reduziert (Abb. 10). Sie sind im Schlüpfmoment bis auf wenige letzte, von aussen kaum mehr erkennbare Überreste verschwunden. Diese drei Organe bestimmten bis dahin vor allem die Gestalt des Embryos, die besonders auf frühen Stadien stark vom Aussehen des Adulttieres abweicht. Mit ihrem Verschwinden von der

Aussenseite erreicht der Embryo in den äusseren Merkmalen die für das adulte Tier typische Form. Er nimmt den Rest des Eiweisses auf, in das er ursprünglich ganz eingebettet war, und füllt nun dessen Platz einnehmend die Eihülle ganz aus.

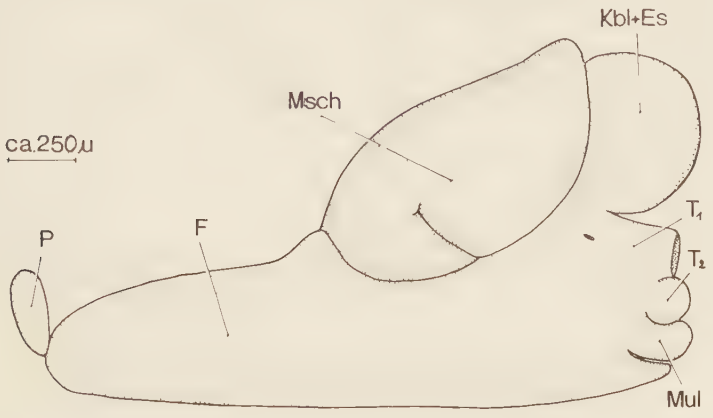


Abb. 10.
Deroceras gegen Ende der Embryonalzeit.

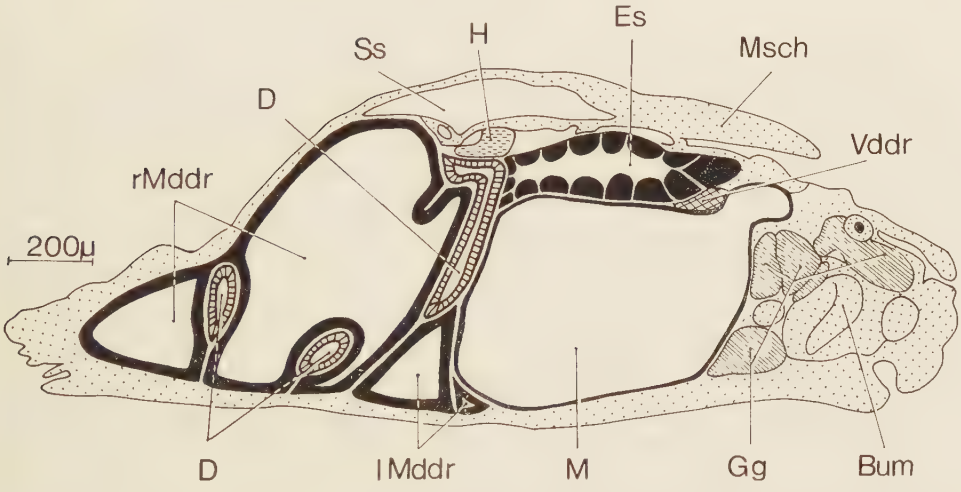


Abb. 11.
Schlüpfreifes Tier *(Deroceras)*, Sagittalschnitt.

Für das Mitteldarmsystem ist in dieser Periode vor allem die starke Vergrösserung der einzelnen Abschnitte charakteristisch. Die Organe dehnen sich in dem nun weiten Fuss aus und füllen ihn schliesslich zusammen mit den in der vorderen Partie gelegenen Ganglien ganz aus (Abb. 11 u. 12).

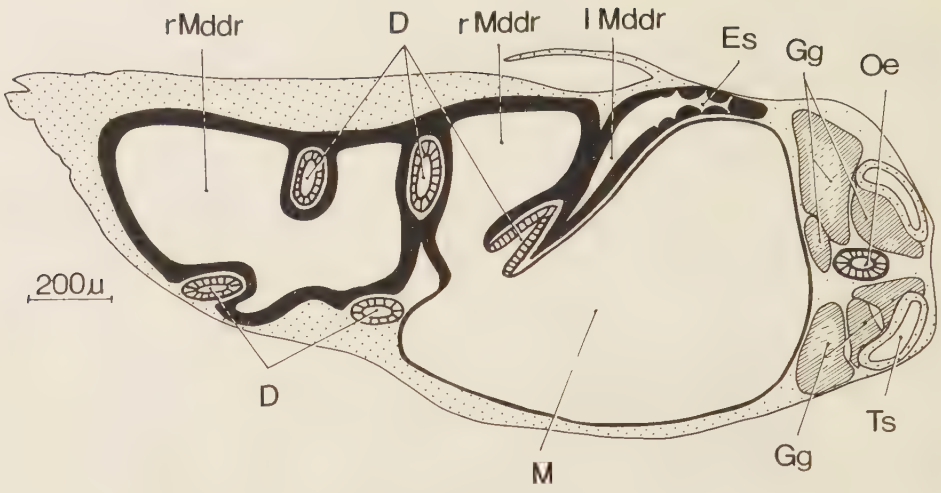


Abb. 12.
Schlüpfreifes Tier *(Deroceras)*, Frontalschnitt.

b) *Eiweissack*

Verlagerung

Im Unterschied zu den larvalen Zirkulationsorganen beruht das Verschwinden des Eiweissackes von der Körperoberfläche nicht auf einer Rückbildung des Organes. Dieses wird vielmehr aus seiner ursprünglichen dorsalen Lage gegen hinten und ventral in den Fuss verlagert. Die Verschiebungsvorgänge setzen ungefähr zu Beginn der letzten Embryonalperiode ein. Ihren endgültigen Abschluss finden sie erst nach dem Schlüpfen, in der frühen postembryonalen Phase. Die Verlagerung gegen ventral erfolgt somit beim Eiweissack wesentlich später als bei den übrigen Organen des Mitteldarmsystems, die zu diesem Zeitpunkt bereits im Fuss gelegen sind.

Das Eiweissorgan schiebt sich allmählich gegen hinten unter den sich nach vorn umbiegenden Mantelschild (vgl. Abb. 4, 7, 9 mit Abb. 10, 11, 13). Der nach einiger Zeit unter den Schild gelangte Teil ist stark abgeflacht, während der noch freie vordere Abschnitt in kugelförmiger Gestalt unter dem Mantel hervorragt (Abb. 10). Gleich wie das Vorwachsen der inneren Fortsetzung des Eiweissorganes, das heisst der linken Mitteldarmdrüse, vollzieht sich nun auch die Verlagerung des eigentlichen Sackteiles in ventraler Richtung entlang der linken Seite des Magens. Deutlich kann die Verschiebung am lebenden Tier an den grössten, in der Spitze des Eiweissackes gelegenen Zellen verfolgt werden, die langsam weiter nach innen gelangen. Ihr Vorrücken lässt sich gut an ihrer jeweiligen Position zu den degenerierenden Zellen des Urnierenrohres ablesen, die sich anfänglich als ein Haufe grosser, mit Granula angefüllter Zellen auf

beiden Seiten vom Eiweissack finden (Abb. 13). Die Eiweisszellen schieben sich an ihnen vorbei, sodass die Reste der Urniere schliesslich beidseitig vom vorderen Ende des Sackes gelegen sind. Zwischen ihnen erhebt sich meistens eine Zellanhäufung, die eine Ansammlung der ehemaligen Kopfblasenzellen darstellt.

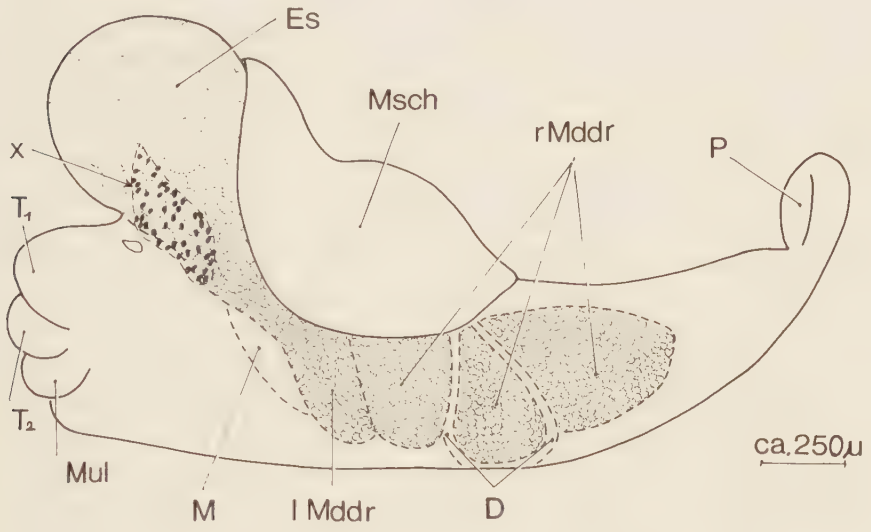


ABB. 13.

Deroceras zu Beginn der dritten Entwicklungsperiode, Ansicht von links; die durch die Körperdecke sichtbaren Abschnitte des Verdauungssystems sind mit eingezeichnet. *x*: Granula der Urnierenzellen.

Nach FOL (1880) und VAN BENEDEN/WINDISCHMANN (1841) kommt die Verlagerung des Eiweissackes durch die Bewegungen der Kopfblase zustande. Bei ihrer Ausdehnung soll das Eiweissorgan jeweils etwas nach innen geschoben werden und bei der nachfolgenden Erschlaffung weniger weit zurückrücken. Zwei Sachverhalte sprechen jedoch gegen diese Erklärung. Durch die Funktion der Kopfblase wird von Anfang an ein starker Druck auf das Eiweissorgan ausgeübt, wie schon früher an den Deformationen des Sackes gezeigt wurde, ohne dass daraus eine Lageveränderung resultiert. Zudem stellt die Kopfblase ihre Tätigkeit ein längst bevor der Eiweissack seine endgültige Lage erreicht hat. Bei den grossen Limacidenarten wurden oft Bewegungen innerer Organe, darunter auch des Fortsatzes des Eiweissackes, festgestellt, die nicht mit den Pulsationen der Podocyste in Zusammenhang standen. Möglicherweise erfolgt die Verlagerung des Sackes durch diese Kontraktionen, die auf Eigenbewegungen der Organe zu beruhen schienen.

Im Schlüpfmoment liegt der vordere Teil des Eiweissackes bei der Mehrzahl der Tiere — auch hier treten wieder grosse individuelle Unterschiede auf — dem

Magen dorsal flach auf (Abb. 11). Die im äussersten Sackteil gelegenen Zellen finden sich meist über dem vorderen Magenrand und werden gerade noch vom Mantelschild überdeckt. Der innere Teil des Organes zieht als flacher Sack links an der hinteren Hälfte des Magens vorbei gegen ventral. Er geht ohne sich abzusetzen direkt in den linken Mitteldarmdrüsenabschnitt über (Abb. 13), der in gleicher Richtung weiter gegen ventral und unter dem Magen hindurch auf die rechte Seite führt. Eiweissack und linke Mitteldarmdrüse dehnen sich nicht hinter den Magen aus. Gegen das Körperende zu schliesst unmittelbar der rechte Mitteldarmdrüsenabschnitt an, der den ganzen Fuss bis zur hintersten Spitze einnimmt (Abb. 11 und 12).

Diese Darstellung steht im Widerspruch zu den Angaben, die CARRICK für *Agriolimax* gibt (1939). Er schreibt: „The hepatic lobe is withdrawn until it practically fills the body." Ähnlich lauten auch die Schilderungen von FOL (1880), die sich allerdings auf mehrere, verschiedene Schneckenarten beziehen. Wie oben gezeigt wurde, macht jedoch in Wirklichkeit der eingezogene Eiweissack (= „hepatic lobe" bei CARRICK) nur einen kleinen Teil der den Fuss erfüllenden vakuolisierten Abschnitte aus, während der Hauptanteil zu dem später gebildeten rechten Mitteldarmdrüsenabschnitt zu zählen ist, der von den eben genannten Autoren nicht erwähnt wird.

Eine ganz andere Situation zeigt sich dagegen bei *Limax maximus*, wo nach den Angaben von MEISENHEIMER, die durch eigene Untersuchungen bestätigt wurden, Eiweissack und linker Mitteldarmdrüsenabschnitt stets den sehr viel ausgedehnteren Anteil darstellen. Sie erstrecken sich zusammen von dorsal und vorn entlang der ganzen linken Körperseite bis ans Ende des Fusses.

Histologie

Während der Verlagerung erfährt der Eiweissack gleichzeitig auch in seinem histologischen Bau eine bedeutsame Umgestaltung.

Am auffälligsten tritt die Änderung der Zellgrösse in Erscheinung. Das Wachstum der Eiweisszellen kommt zum Stillstand und wird gegen Ende der Embryonalperiode durch eine deutliche Reduktion des Zellumfanges abgelöst (Abb. 14). Die Verkleinerung der Vakuolenzellen erfolgt sehr allmählich und ist bei den einzelnen Individuen im Schlüpfmoment unterschiedlich weit fortgeschritten. Als Höchstwerte wurden Zellhöhen von 100μ gemessen. Häufig beträgt die Höhe bei den grössten Zellen noch um 50μ. Bei manchen Embryonen werden die Zellen besonders niedrig; die in der Sackspitze gelegenen Zellen sind dann bis auf 10-15μ abgeflacht. Stets verringern sich parallel zur Höhe auch Breite und Tiefe der Zelle. Das Flachwerden beruht nicht auf einer blossen Formveränderung, es ist vielmehr auf eine starke Verminderung des Vakuolenvolumens zurückzuführen.

Gleichzeitig mit der Grössenabnahme zeigen sich bei den grössten Eiweissvakuolen die ersten Ansätze einer Änderung im färberischen Verhalten. Einzelne in der Sackspitze gelegene Zellen färben sich bei der Prenant-Färbung nicht mehr intensiv grün, sondern nehmen unterschiedlich rote Farbtöne an. Ein Farbumschlag von Blau zu Rot, Orange oder Gelb ergibt sich bei Azan. Bei der PAS-Reaktion lässt sich gegen Ende der Embryonalzeit in den grössten Zellen ein allmähliches Nachlassen der Färbeintensität nachweisen.

Abb. 14.

Grösse und Form der Eiweissackzellen.

a) zu Beginn der dritten Entwicklungsperiode,
b) am zweiten Postembryonaltag,
Gleicher Masstab in *a)* und *b)*.

Am Anfang dieses Entwicklungsabschnittes findet die zweite Kernverlagerung, die bereits früher einsetzte, ihren Abschluss. Die Kerne liegen zu Beginn noch zum grössten Teil apikal, senkrecht zum Lumen, im Zwickel. Sie schieben

sich allmählich der Längsseite der Zelle entlang in basaler Richtung vor. Gegen Ende der Embryonalperiode liegen sie wieder ausnahmslos dem basalen Rand der Zelle an. Sie haben damit ihre ursprüngliche Lage, die sie bei Beginn der Vakuolenbildung innehatten, wieder erreicht und behalten sie nun bei.

Die Kerne gelangen, bevor die Verringerung der Zellgrösse einsetzt, an die Basis der Zelle. Ihre Verlagerung geschieht somit nicht passiv als Folge der Zellverkleinerung, sondern stellt eine aktive Bewegung dar.

Die basal gelegenen Kerne beginnen ihre extreme scheibenförmige Gestalt zu verlieren. Die Dicke der Kernscheibe nimmt wieder zu.

Die kleinen, am apikalen Zellrand in der Nähe des Kernes gelegenen Vakuolen dringen zum Teil mit dem Kern entlang der Zellmembran an die Basis vor. Die unterschiedliche, teils dem Lumeninhalt, teils der grossen Vakuole entsprechende Färbung ist weiterhin deutlich. In zunehmendem Masse finden sich neben den gefärbten auch kleine Vakuolen, die keinen Farbstoff annehmen. Die Zahl der kleinen Vakuolen nimmt in den grossen Eiweisszellen gegen den Schlüpfmoment stark zu. Sie sind vor allem an den Längsseiten der Zelle und in der Umgebung des Kernes gelegen, der oft zwischen mehreren Vakuolen eingebettet liegt.

In den Eiweisszellen werden wieder ausgedehntere Plasmazonen sichtbar. Sie treten gleichfalls vor allem in der Nähe des Kernes auf. Zum Teil ist das Cytoplasma an diesen Stellen gleichmässig dicht, häufiger zeigt es jedoch eine netzartige Struktur. Zwischen den Plasmasträngen finden sich neben angefärbten oft auch ungefärbte kleine Vakuolen.

Besonders hinzuweisen ist auf die vielfach verbreiterte Plasmazone, die sich am apikalen Rand der Zelle der Zellmembran anschliesst. Die klare Zellbegrenzung, die stets vorhanden ist und besonders gegen Ende der Embryonalzeit deutlich hervortritt, beweist, dass die Zelle während ihrer Verkleinerung völlig intakt bleibt. Sie widerlegt die Darstellung, die Fol (1880) von den Abbauvorgängen im Eiweissack gibt. Nach ihm beginnen die Zellwände sowohl bei den Basommatophora als auch bei den Stylommatophora — wobei sich bei den untersuchten Arten auch *Limax* befindet — gegen den Schlüpfmoment zu verschwinden. Die in den Zellen angehäufte „Deutolecith-Masse" fällt ins Lumen, während das Protoplasma und der Kern, eingebettet in das Eiweiss, die „Leber" des Adulttieres aufbauen. Das Eiweiss, das auch bei *Deroceras* in grosser Menge im Lumen des Eiweissackes gelegen ist, entstammt aber nicht den Eiweisszellen, sondern stellt einen extracellulär gelagerten Vorrat dar, der allmählich gleichfalls von den Zellen aufgenommen wird. Auf welche Weise die in der Vakuole enthaltenen Stoffe verarbeitet und dem Körper zugeführt werden, konnte nicht festgestellt werden. Nichts lässt jedoch darauf schliessen, dass die Abgabe des intracellulär angehäuften Eiweisses, die in der Verkleinerung des Vakuolenumfanges sichtbar wird, in Richtung des Lumens, also zellapikal, vonstatten

geht. Manches dagegen deutet daraufhin, dass die Abgabe der Nährstoffe an der Zellbasis, d. h. in die Leibeshöhle, erfolgt. Die kleinen gefärbten und ungefärbten Vakuolen, die zur Zeit der stärksten Volumenverminderung der Eiweisszellen in grosser Anzahl am basalen Zellrand auftreten, scheinen auf Stoffwechselvorgänge hinzuweisen. Möglicherweise ist die Rückkehr des Kernes zur Zellbasis in einem gleichen Zusammenhang zu sehen.

c) *Mitteldarmdrüse*

Die Mitteldarmdrüse weitet sich vor dem Schlüpfen sehr stark aus. Vor allem der rechte Abschnitt entwickelt sich bis zum Schlüpfmoment zu einem grossen Sack, der den weiten hinteren Teil des Körpers ausfüllt (Abb. 11 u. 12). Die Ausdehnung des linken Abschnittes ist dagegen wesentlich geringer. Im Vergleich mit der adulten Mitteldarmdrüse fällt vor allem das Fehlen der Follikelbildung auf. Einzig die tief in den hinteren Organabschnitt eingesenkten Darmschlingen bewirken eine leichte Gliederung der Drüse (Abb. 12 u. 13). In einzelnen Fällen kommen dazu noch kurze Septenbildungen, die meist zwei dem Darm anliegende Epithelabschnitte miteinander verbinden. Im übrigen stellen der rechte und der linke Mitteldarmdrüsenabschnitt weite ungegliederte Hohlräume dar, die prall mit Eiweiss gefüllt sind. Das stark gedehnte Organ wird von der Körperdecke satt umspannt, die dadurch gegen aussen vorgewölbt wird. Von der in der Literatur viel zitierten braunen Eigenfarbe der „Leber" ist im Schlüpfmoment noch nichts zu sehen. Die im Mitteldarmdrüsenlumen eingelagerte helle Eiweissmasse und das Eiweiss, das wie im folgenden beschrieben wird, im Epithel selbst gelegen ist, machen die Drüse zu einem klaren durchsichtigen Organ, dessen Struktur durch die gleichfalls durchscheinende Körperdecke gut erkannt werden kann (Abb. 13).

Die Weiterentwicklung äussert sich nicht nur in der Vergrösserung des Organes, sondern wird besonders aus den Änderungen, die sich in der histologischen Struktur ergeben, deutlich.

Am auffälligsten zeigt sich auf den Schnittbildern die zunehmende Vakuolisierung der Zellen. Es bilden sich in immer weiteren Zellen Vakuolen und die bereits bestehenden nehmen an Grösse fortwährend zu. Der Vakuolisierungsgrad der Drüse unmittelbar nach ihrer Verlagerung in den Fuss variiert sehr stark. Bei einzelnen Embryonen sind in diesem Moment erst wenige kleine Vakuolen im Epithel zu sehen, während sie bei anderen schon früh eine Grösse von 20-30μ erreichen können. Im Durchschnitt aber setzt die intensive Vergrösserung der Vakuolen erst bei der im Fuss gelegenen Drüse ein. Durch die starke Erweiterung der Vakuolen dehnen sich die Zellen aus und ragen weit ins Lumen vor (Zellhöhe bis 80μ).

Die kleinen Randvakuolen, die in den Eiweissackzellen frühzeitig erscheinen, den Eiweisszellen der Mitteldarmdrüse jedoch bis dahin fehlten, treten nun auch

bei diesen auf. Die in einem früheren Abschnitt schon betonte Übereinstimmung im Bau von Vakuolenzellen der Mitteldarmdrüse und des Eiweissackes wird damit noch deutlicher.

Auch in der Gestalt der Kerne lassen sich im Laufe der weiteren Entwicklung Entsprechungen nachweisen. Die Kerne flachen sich ab (Länge bis zu 15μ) und passen sich in der Form der basalwärts gerichteten Vakuolenrundung und dem Zellrand an. Wie bei den Zellen des Eiweissackes verlagern sich auch die Kerne einzelner Mitteldarmdrüsenzellen gegen die apikale Seite der Zelle. Im Unterschied zum Eiweissack tritt die Kernwanderung jedoch nur bei einem kleineren Teil der vakuolisierten Zellen auf. Die gegen das Lumen vorgerückten Kerne liegen meistens entlang dem seitlichen Zellrand in unterschiedlicher Höhe zwischen Vakuole und Zellmembran. In einzelnen Fällen stossen sie auch hier bis an den apikalen Zellrand vor und legen sich ihm parallel zum Lumen an.

Meisenheimer (1898) hat klar erkannt, dass die um den Schlüpfmoment im Fuss gelegenen Eiweisszellen zum grössten Teil nicht dem fusswärts verlagerten Eiweissorgan angehören, wie Fol und Carrick annehmen, sondern als analoge Differenzierungen in den Mitteldarmdrüsenabschnitten entstehen, die aus den Magendivertikeln hervorgegangen sind. Er schreibt: „Die Funktion der Leber ist um diese Zeit noch genau dieselbe wie diejenige des Eiweissackes... demgemäss ist auch der Bau ihrer Zellen noch genau derselbe wie der früheren Eiweisszellen, nur ist die Vakuolenbildung nicht so extrem entwickelt". Nicht erwähnt wird von Meisenheimer die Tatsache, dass im Unterschied zum Eiweisssack in der Mitteldarmdrüse nur ein Teil der Zellen zu eiweissverdauenden Vakuolenzellen umgebildet ist. Zwischen den Eiweisszellen finden sich weiterhin Zellen von geringerem Umfang, die keine Eiweissvakuolen aufweisen. Obwohl fortwährend in weiteren Zellen Vakuolen entstehen, bleibt die Zahl der Zellen, die nicht von dieser Differenzierung erfasst werden, grösser. Am Ende der Embryonalperiode kann allerdings auch an einzelnen Stellen in der Mitteldarmdrüse die Vakuolisierung eine totale sein und jede Zelle eine Vakuole enthalten, wie dies für den Eiweissack typisch ist. Es betrifft dies vor allem Epithelabschnitte, die den langgestreckten Darmschleifen anliegen, sowie die selten anzutreffenden Septen.

Die nicht vakuolisierten Zellen sind in ihrem Bau nicht einheitlich, sondern zerfallen in zwei Gruppen. Die einen haben ihren „embryonalen" Zellcharakter beibehalten; die übrigen weisen Ansätze zu Differenzierungen auf, die letztlich zu einem weiteren Zelltypus führen.

Schon früh, meist noch vor der Verlagerung in den Fuss zeigt sich im Mitteldarmdrüsenepithel eine Verschiedenheit in der Grösse der Kerne. Die gegenüber dem Durchschnitt vergrösserten Kerne sind alle in nicht vakuolisierten Zellen gelegen. Anfänglich ist der Grössenunterschied nur gering. Im Schlüpfmoment sind jedoch Kerne zu finden, deren Durchmesser bis zu 16μ betragen

kann. Sie lassen eine sehr lockere, grobschollige Strukturierung erkennen (Abb. 15). Jeder Kern enthält einen Nukleolus. Auch hier zeigt sich die bei den Eiweisszellen erwähnte Relation von Kern- und Nukleolusgrösse, indem mit der Grössenzunahme des Kernes ebenfalls eine Volumensteigerung des Nukleolus verbunden ist. Längliche Nukleoli können bis zu 5μ messen. Deutlich sind im Inneren der Nukleoli eine bis mehrere stärker lichtbrechende Zonen sichtbar. Das anfänglich gleichmässig dichte Cytoplasma lockert sich später auf und nimmt eine netzartige Struktur an. Der Zellumfang ist meistens klein; der Kern füllt häufig beinahe die ganze Zelle aus (Abb. 20s). Die Zellen weisen im Schnitt oft die Form eines Dreieckes auf, das anfänglich mit der Spitze bis ans Drüsenlumen reicht. Später werden die grosskernigen Zellen von den sich ausdehnenden Eiweisszellen überwölbt. Sie liegen nun an der Basis des Epithels zwischen den Vakuolenzellen eingeengt. Zum Teil finden sie sich einzeln, vielfach sind aber auch mehrere zusammen mit undifferenzierten Zellen zu ganzen Zellnestern vereinigt (Abb. 15). Der Druck der sich anschliessenden, prallgefüllten Eiweisszellen verhindert weitgehend eine Ausdehnung dieser zusammengelagerten Zellen. Der Plasmaanteil ist bei beiden Sorten gering, sodass häufig nur die Kerne in Erscheinung treten.

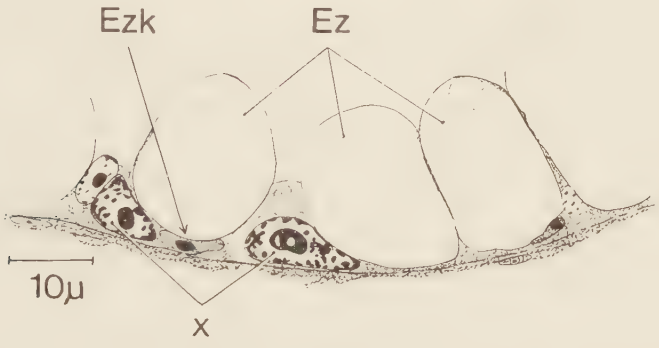


Abb. 15.

Ausschnitt aus dem Mitteldarmdrüsenepithel *(Deroceras)*, dritte Periode der Embryonalzeit. Zwischen den Eiweisszellen liegen Zellen mit vergrösserten Kernen *(x)*.

Die grosskernigen Zellen finden sich im ganzen Mitteldarmdrüsenepithel in regelmässiger Verteilung vor. Sie fehlen einzig an den früher erwähnten Stellen, wo alle Zellen eine Eiweissvakuole ausgebildet haben. Sie treten anfänglich nur vereinzelt im Epithel auf; ihre Zahl nimmt jedoch bis zum Schlüpfmoment stark zu.

Mitosestadien liegen vorwiegend in den Zellnestern. Die dichtgedrängte Zellanordnung verunmöglicht meistens ein genaues Lokalisieren der Kernteilungen. In einem früheren Abschnitt ist schon vermutet worden, dass die Zellver-

mehrung von den kleinen, undifferenzierten Zellen ausgehe. Es ist anzunehmen, dass beide stark differenzierten Zellformen, sowohl die Eiweisszellen als auch die am Ende der Embryonalzeit vorliegenden grosskernigen Zellen, sich selbst nicht teilen, sondern dass ihre Zahl fortwährend aus der Reserve der undifferenziert gebliebenen Zellen vermehrt wird.

d) *Magen*

Der Magen erfährt in der letzten Phase der Embryonalzeit eine besonders starke Ausdehnung. Seine Vergrösserung ist umso auffälliger, als er bis dahin im Vergleich zu den anderen Organen des Mitteldarmsystemes ein nur geringes Wachstum zeigte.

Die Erweiterung des Magens lässt sich gut am lebenden Tier verfolgen. Nach der Verlagerung aus dem Mantelbezirk liegt der Magen als kleiner schmaler Schlauch im Fuss. Innert kurzer Zeit nimmt er die vordere Hälfte des Fusses fast vollständig ein (Abb. 11 u. 12). Er stösst in rostraler Richtung bis an die Ganglienmasse vor und streckt sich gegen caudal bis ungefähr auf die Höhe des hinteren Mantelschildrandes aus. Dorsal liegt ihm der Eiweissack auf, dessen inneres Ende gemeinsam mit dem vorderen Mitteldarmdrüsenabschnitt ihn auch gegen die linke Körperseite zu begrenzt. Die rechte Seite des Magens schliesst sich der Körperwand an. Die jeweiligen topographischen Verhältnisse sind stark vom Kontraktionsgrad der Tiere abhängig. Die obigen Angaben beziehen sich auf ein kriechendes Tier.

Im hintersten Teil des Magens nimmt ein gegen ventral und innen gerichteter Abschnitt, der leicht vom übrigen Magen abgesetzt ist, die Mündungen der beiden Mitteldarmdrüsenlappen und des Darmes auf. Diese Partie wird gleichfalls gedehnt, und die Verbindung mit den anschliessenden Organen wieder stark erweitert. In der Umgebung der Mitteldarmdrüsen- sowie der Oesophageinmündung trägt das Magenepithel Cilien.

Der Magen ist gleich wie die Abschnitte der Mitteldarmdrüse prall mit dem restlichen Eiweiss angefüllt, das der Embryo kurz vor seinem Schlüpfen aufnimmt. Er stellt nun durch die eingelagerte Eiweissmasse ebenfalls ein helles, durchsichtiges Organ dar, das jedoch im Unterschied zu den Drüsenteilen von aussen keine Strukturierung erkennen lässt. Die pralle Füllung bewirkt eine Dehnung der Körperwand, die sich satt über den rundlich vorgebuchteten Magen spannt. Eine geringe Berührung des Tieres mit einem spitzen Gegenstand führt bereits zu einem Platzen des Magens, wobei das eingelagerte Eiweiss mit starkem Druck hervorquillt.

Die gewaltige Ausweitung des Magens wird durch zwei Faktoren ermöglicht. Einerseits wird der Umfang durch zahlreiche neue Zellen, die durch eine starke Kernteilungsaktivität fortlaufend entstehen, vergrössert. Anderseits beginnt während dieser dritten Entwicklungsperiode eine allmähliche Abflachung der

Magenzellen. Das bis dahin zylindrische bis kubische Epithel (Zellhöhe 10-12μ) geht in ein Plattenepithel über, dessen Zellen im Schlüpfmoment in der Höhe noch 1-2μ messen (Abb. 16). Die 8-10μ langen Kerne liegen parallel zum Lumenrand. Mitosestadien treten auch bei diesen extrem niedrigen Zellen häufig auf.

Abb. 16.
Magenepithel abgeflacht (*Deroceras*).

Im Schlüpfmoment stellt der Magen einen gleichmässig dünnwandigen Sack dar. Er behält diese Struktur bei solange ihm eine Funktion als Eiweisspeicher zukommt. Das für den Magen des Adulttieres typische hohe Epithel bildet sich erst im Laufe der Postembryonalzeit aus.

e) *Vorderdarm*

Im dritten Abschnitt der Embryonalzeit verschwinden im Oesophag die Cilienzellen. Sie sind beim schlüpfreifen Tier nicht mehr festzustellen. Dieser Befund steht im Widerspruch zu der Ansicht von Fol (1880), der angibt, dass sich dieses Organ bei den jungen Schnecken noch lange nach dem Schlüpfen findet.

Gleichzeitig vollzieht sich die Ausgestaltung der Buccalregion weiter. Die Mundteile treten erstmals beim Schlüpfen in Funktion, indem das schlüpfende Tier die Eihüllen durch stetes Zupacken mit Kiefer und Radulazähnen durchbricht. Gleichlautende Angaben finden sich auch bei Künkel (1916) und Carrick (1939).

Eine deutliche Weiterentwicklung zeigt sich während diesem Stadium bei den beiden Vorderdarm- oder Speicheldrüsen. Sie sind zwar schon bald nach Beginn der zweiten Hälfte der Embryonalzeit angelegt; die ersten Differenzierungen zum Drüsengewebe zeichnen sich jedoch erst gegen Ende der Embryonalzeit ab. Im Schlüpfmoment sind die drüsigen Abschnitte noch klein. Sie liegen vor allem dem rostralen Teil des Magens an. Als schmale Zellschicht sind sie zum Teil auch dorsal zwischen Magen und dem ihm aufliegenden Rest des Eiweissackes zu finden (Abb. 11).

f) *Enddarm*

Die Darmschlingen behalten die Anordnung bei, die sie während der zweiten Entwicklungsperiode zwischen der Mitteldarmdrüse eingenommen haben. Sie

verlängern sich mit den Drüsenteilen und gelangen mit diesen in den hinteren Fussabschnitt. Das Darmepithel besteht bis gegen Ende der Embryonalperiode, d. h. noch länger als das des Magens, aus undifferenzierten, zylindrischen Zellen. Erst sehr kurz vor dem Schlüpfen beginnen in einzelnen Abschnitten innerhalb der Zellen kleinere Vakuolen sichtbar zu werden, die nach den üblichen Färbemethoden farblos bleiben. Sie treten zuerst bei der ersten Darmschleife auf. Weitere Vakuolen sind im hintersten, zur Analöffnung führenden Darmschenkel angedeutet. Sie stellen erste Ansätze zu Differenzierungen dar, die im Verlauf der ersten postembryonalen Phase voll ausgestaltet werden.

4. Situation im Schlüpfmoment

1. Das aus dem Ei schlüpfende Tier entspricht in seiner äusseren Körperform der adulten Schnecke. Die Pigmentierung der Haut ist noch unvollständig entwickelt, sodass die inneren Organe durch die Haut hindurch sichtbar sind.
2. Die Urniere ist durch die adulte Niere ersetzt; Herz und Mantelhöhle haben als Kreislauf- bzw. Atemorgane die Funktion von Kopfblase und Podocyste übernommen.
3. Die Cilienzellen des Vorderdarmes sind verschwunden. Die Mundwerkzeuge sind voll funktionsfähig.
4. Die Vorderdarmdrüsen liegen als kleine Drüsenabschnitte vor und über dem Magen. Es sind erst wenige Drüsenzellen ausdifferenziert.
5. Das Eiweissorgan liegt als flacher Sack dorsal und seitlich dem Magen an. Die Zellen sind im Vergleich zu ihrer früheren Ausdehnung stark verkleinert, aber vollständig erhalten. Die Kerne sind weiterhin auffällig gross. Der Eiweissack geht ohne deutliche Abgrenzung in den linken Abschnitt der Mitteldarmdrüse über.
6. Die Mitteldarmdrüse setzt sich aus dem ausgedehnten rechten, im hinteren Teil des Körpers liegenden und dem kleinen linken Abschnitt zusammen. Beide Teile stellen weite ungegliederte Räume dar, die prall mit Eiweiss angefüllt sind. Das Epithel enthält drei histologisch verschiedene Zellformen: *a)* Zellen, die einen den Eiweissackzellen entsprechenden Bau aufweisen, im Unterschied zu diesen jedoch im Schlüpfmoment noch in voller Grösse erhalten sind; *b)* Zellen mit locker verteiltem Plasma, die durch einen stark vergrösserten Kern auffallen; *c)* kleine Zellen, die keinerlei Differenzierung zeigen.
7. Der Magen ist sehr gross und durch die eingelagerte Eiweissmasse weit gedehnt. Seine Zellen haben sich in ein Plattenepithel umgewandelt.

8. Der Enddarm ist in die für das Adulttier typischen vier Schlingen gelegt. Das Epithel zeigt stellenweise in Form von kleinen Vakuolen die ersten Ansätze zu einer Differenzierung.

B. Postembryonale Phase

1. Mitteldarmdrüse

a) *Adulte Drüse*

Allgemein

In neueren Arbeiten werden die verschiedenen Erscheinungsformen der adulten Mitteldarmdrüsenzellen, die von früheren Autoren z. T. als getrennte Zellarten beschrieben wurden, zu zwei Zellsorten zusammengefasst. Thiele (1953) und Sumner (1965a) geben tabellarische Zusammenstellungen der in den wichtigsten Arbeiten unterschiedenen Zellarten und ihrer Bezeichnungen. Im folgenden wird die von Thiele gebrauchte Nomenklatur übernommen. Es soll damit jedoch nichts über die physiologische Leistung der Zellarten ausgesagt sein, die in diesen Benennungen angedeutet ist. Die bei der adulten Drüse von *Deroceras* gewonnenen Resultate stimmen im wesentlichen mit den Angaben von Thiele überein, die in neuester Zeit zum Teil auch von Sumner bestätigt wurden.

Kalkzellen

Den einen Typus der im Mitteldarmdrüsenepithel gelegenen Zellen stellen die sogenannten Kalkzellen dar. Ihr Funktionszyklus wurde von Thiele in drei Stufen unterteilt. Im ersten Stadium sind die Zellen relativ klein (Abb. 18, 20s). Ihr Plasma ist gleichmässig dicht. Auf der nächsten Stufe fallen die Zellen durch ihren beträchtlichen Umfang (Durchmesser basal 50-70μ) sowie ihre stark vergrösserten Kerne auf (Durchmesser bis zu 20μ) (Abb. 18, 20t, 24). Auf den Schnittpräparaten liegen im Cytoplasma zahlreiche kleine Vakuolen. Sie markieren die frühere Lage der Kalkkörner, die mit den meisten Fixiermitteln herausgelöst werden. Auf die Kontroverse über Bau und Funktion dieser Granula soll hier nicht eingegangen werden (vgl. Barfurth (1883), Frenzel (1886), Biedermann/Moritz (1899), Krijgsman (1925 u. 1929), Fretter (1952), Thiele (1953), Abolins (1965), Sumner (1965)).

Oft enthalten die Zellen ein bis drei stark färbbare Kugeln (PAS-neg.) von 5-8μ Durchmesser, die Thiele im Anschluss an Filhol (1934) Parasomen nennt (Abb. 20t). Da sie häufig dem Kern dicht anliegen, lässt sich vermuten, dass zwischen diesen beiden Strukturen physiologische Beziehungen bestehen.

Beim dritten Stadium entsteht in der Zelle ein Hohlraum, der sich stark vergrössert und das Plasma bis auf eine schmale, der Zellmembran anliegende

Schicht verdrängt (Abb. 17, 20u, 24). Der Kern ist stark geschrumpft oder pyknotisch. Die Vakuole enthält eine grosse (Durchmesser bis zu 15μ) oder mehrere kleinere Kugeln, die mehrheitlich homogen sind, z. T. aber auch Vakuolenstrukturen und kleine Partikel in ihrem Innern erkennen lassen. Sie nehmen keinen Farbstoff an, sondern erscheinen immer in ihrer gelbbraunen Eigenfarbe.

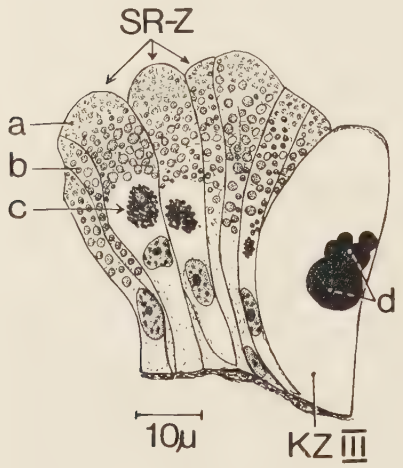


Abb. 17.

Ausschnitt aus dem adulten Mitteldarmdrüsenepithel von *Deroceras*. *a:* apikale Granula, *b:* basale Granula, *c:* krümeliger Einschluss einer Sekretions-Resorptionszelle, *d:* gelbbraune Einschlüsse der Kalkzellen des Stadiums III.

Thiele bringt diese Zellform mit den Kalkzellen in Verbindung, im Unterschied zu anderen Autoren, die sie entweder als selbständige Zellkategorie betrachten oder der zweiten Zellart zurechnen. Verschiedene Zwischenstadien, die bei *Deroceras* beobachtet wurden, bestätigten die Auffassung Thieles, die auch von Sumner geteilt wird. Die Kugeln werden ins Mitteldarmdrüsenlumen abgegeben. Nach den Angaben der meisten Autoren stellen sie Fermente dar. Cuénot (1899) dagegen schreibt ihnen eine exkretorische Funktion zu. Für eine Deutung als Exkretstoffe ergeben sich auch bei *Deroceras* Hinweise. Kugeln von gleicher Farbe und Struktur finden sich sowohl im Darmlumen als auch in den Faeces. Sumner gelangte in seiner Arbeit an *Helix* ebenfalls zum Schluss, dass die Einschlüsse des Stadiums III Abfallstoffe darstellen. Mit der Abgabe der grossen Kugeln wird der Endzustand der Kalkzelle erreicht. Auch Thiele und Sumner bezeichnen diese Zellform als degeneriert.

Sekretions-Resorptionszellen

Die Zellen der zweiten Kategorie, die SR-Zellen, sind hoch (40-60μ) und meist schmal (Abb. 17, 20f, 24). Ausdehnung und Form des Apex verändern sich im Laufe des Funktionszyklus. Die Zellen enthalten Granula, die einzeln in Vakuolen gelegen sind. Es lassen sich drei Sorten von Granula unterscheiden (Abb. 17): 1. Im apikalen Teil der Zelle gelegene, auf den Schnittpräparaten nur schwach gefärbte Granula, die möglicherweise identisch sind mit den „apical vacuoles" die Sumner und den „clear granules", die Rosenbaum und Ditzion (1963) beschreiben. 2. Granula, die nach ihrer Reaktion bei der Färbung mit Lichtgrün im Anschluss an Krijgsman von verschiedenen Autoren als „grüne Granula" bezeichnet werden. 3. Kleine gelbe Granula, die sich in einer im basa-

len Teil der Zelle entstehenden, grossen Vakuole zu einem morulaähnlichen Haufen zusammenlagern. Sie entsprechen vermutlich den bei anderen Arten *(Helix, Arion)* in der Zelle zerstreut auftretenden, sog. „gelben Granula" (Abb. 24), die in dieser Form bei *Deroceras* fehlen. Alle Granulasorten reagieren bei der PAS-Reaktion stark positiv.

Die Granula der ersten beiden Gruppen wurden als Fermente gedeutet (Frenzel, Cuénot, Krijgsman, Thiele) oder mit phagocytären Vorgängen in Zusammenhang gebracht (Jordan (1918), Peczenik (1925), Rosen (1941 u. 1952), Sumner (1965)). Bei der im nächsten Kapitel beschriebenen Umwandlung der Eiweisszellen zu SR-Zellen ergeben sich Anhaltspunkte, die schliessen lassen, dass die Vakuolen Stoffe enthalten, die aus dem Lumen aufgenommen wurden.

Die krümelige Masse der gelben Granula wird ins Drüsenlumen ausgestossen. Da sich ähnliche Strukturen auch im Darmkanal finden, lässt sich vermuten, dass auch sie, gleich wie die gelbbraunen Einschlüsse der Kalkzellen, Exkretstoffe darstellen. Eine gleiche Ansicht vertritt Sumner für die in der Zelle zerstreut auftretenden „gelben Granula" von *Helix*. Im Unterschied zu den Kalkzellen ist bei den SR-Zellen das Ausstossen der krümeligen Einschlüsse nicht mit der Degeneration der Zelle verbunden. Ihr Auftreten ist vermutlich an eine bestimmte Stufe im Funktionszyklus der SR-Zellen gebunden. Ebenso scheinen Anzahl und Grösse der übrigen Granulasorten vom Funktionszustand der Zelle abhängig zu sein.

Zellersatz

Die Kalkzellen durchlaufen nur eine Funktionsperiode. Für die SR-Zellen lässt sich die Lebensdauer nicht feststellen; degenerierende Formen weisen jedoch daraufhin, dass sie auch hier zeitlich beschränkt ist.

Der Ersatz der Zellen erfolgt nach Thiele aus indifferenten Zellen. Hohe schmale Zellen mit gleichmässig dichtem Plasma lassen sich auch bei *Deroceras* erkennen. Basal verbreiterte Zellen, die zudem einen leicht vergrösserten Kern enthalten, weisen auf eine Entwicklung zu Kalkzellen hin. Längliche Formen mit vereinzelten Granula deuten möglicherweise einen Übergang zu SR-Zellen an. Auch Sumner vermutet, dass sich die „thin cells" weiter differenzieren.

Die Bildung neuer Zellen soll nach Thiele in der adulten Drüse ausschliesslich durch amitotische Kernteilungen erfolgen. Bei *Deroceras* lassen sich jedoch sowohl während der ganzen Entwicklung als auch in der ausdifferenzierten Drüse des Adulttieres nur mitotische Kernteilungen nachweisen. Mitosestadien sind besonders deutlich nach der Anwendung von Colchicin. Nach den Angaben von Chétail (1963) wurde die Substanz in einer Verdünnung von 1:50 000 verwendet. Die Tiere wurden zweimal, 24 und 6 Stunden vor der Fixierung, je eine halbe Stunde in die Colchicinlösung gelegt. Das Auftreten von Mitosefiguren in der adulten Mitteldarmdrüse wurde kürzlich auch bei *Helix* beschrieben (Sumner 1965).

b) *Umwandlung zur Adultstruktur*

Wie ein Vergleich zeigt, bestehen im Bau des Mitteldarmdrüsenepithels zwischen frischgeschlüpfter Schnecke und Adulttier erhebliche Unterschiede. Das charakteristische Element des jungen Organes, die grossen Eiweisszellen, sind wie aus dem vorigen Abschnitt hervorgeht, im Epithel der adulten Drüse nicht mehr vorhanden. Umgekehrt fehlen die granulaenthaltenden SR-Zellen des erwachsenen Tieres im Schlüpfmoment vollständig. Die Kalkzellen sind als kleine, grosskernige Zellen, die in der späten Embryonalphase zwischen den Vakuolenzellen gelegen sind, erst angedeutet. Von ihren verschiedenen Form- und Funktionsstufen lassen sich noch keine Anzeichen finden. Es laufen demzufolge im postembryonalen Entwicklungsabschnitt noch umfangreiche Umgestaltungs- und Differenzierungsprozesse ab, bis die definitive Struktur der Drüse erreicht ist.

Ein Hervorgehen der adulten Mitteldarmdrüse aus dem Eiweissack und/oder aus in gleicher Weise vakuolisierten Magendivertikeln wird, wie früher erwähnt wurde, von verschiedenen Autoren angenommen. Über die Umwandlungsvorgänge selbst liegen jedoch nur wenige, unvollständige Angaben einiger älterer Autoren vor: JOURDAIN (1884) erwähnt eine Zellsprossung am inneren Rand der Vakuolen; nach FOL (1880) sollen die „Leberzellen" von Kern und Protoplasma der zerfallenden Eiweisszellen aufgebaut werden, nach BROCK (1886) aus einer unter den Eiweisszellen gelegenen Matrix auswachsen und nach GEGENBAUR (1851) aus den Eiweisszellen entstehen, deren grosse Vakuolen in kleine Tröpfchen zerfallen sollen.

Kalkzellen

In der Mitteldarmdrüse von *Deroceras* zeigt sich nach dem Schlüpfen als erste Veränderung eine deutliche Ausgestaltung der Kalkzellen, die in den grosskernigen Zellen bereits embryonal vorgebildet werden (Abb. 15). Auch BROCK (1886) gibt an, dass die Kalkzellen schon auf den frühesten der von ihm untersuchten Entwicklungsstadien vorhanden waren und zwar bereits in typischer Ausbildung. Diese letztere Feststellung liess sich jedoch nicht bestätigen. Nur bei vereinzelten Tieren sind die Kalkzellen schon im Schlüpfmoment in voller Grösse ausgebildet. Sie liegen jedoch auch bei diesen Ausnahmefällen noch nicht in allen Erscheinungsformen vor. Normalerweise tritt erst nach dem Schlüpfen neben den Kernen, die ihren definitiven Umfang teilweise bereits am Ende der Embryonalperiode erreichen und an deren Grösse oft der Zelltyp allein erkennbar ist, nun auch der Zelleib deutlich hervor (Abb. 18). Die Kalkzellen dehnen sich in den ersten postembryonalen Tagen zur Grösse des bei der adulten Drüse beschriebenen Stadiums II aus, dem sie um den vierten bis sechsten Tag auch in der Struktur entsprechen (Abb. 20t).

Das in zunehmendem Masse auftretende erste Stadium der Kalkzellen weist auf eine starke Vermehrung dieses Zelltyps hin. Vergleiche ergeben, dass nach den ersten postembryonalen Tagen die Zahl der deutlich ausgebildeten Kalkzellen gegenüber der Anzahl der im Schlüpfmoment erkennbaren vergrösserten Kerne mindestens das Doppelte beträgt. Es nimmt somit nicht nur die Grösse, sondern auch die Zahl der Kalkzellen unmittelbar nach dem Schlüpfen stark zu.

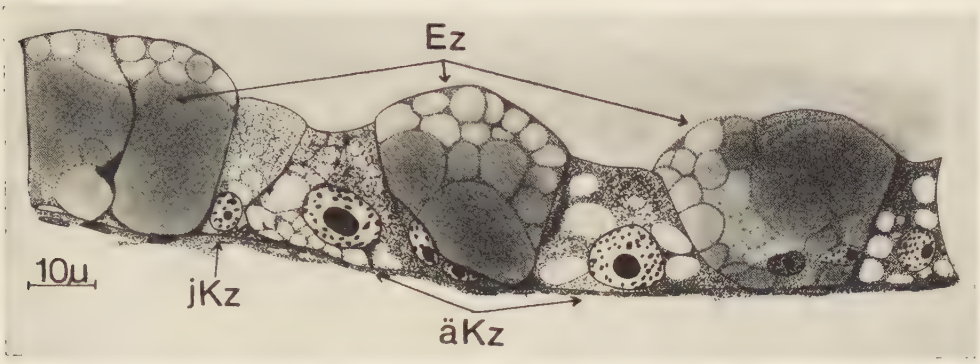


Abb. 18.

Ausschnitt aus dem Mitteldarmdrüsenepithel *(Deroceras)*, vierter Postembryonaltag. Grosse Eiweissvakuole im Umfang reduziert, Zahl der kleinen Vakuolen vermehrt, Entwicklung der Kalkzellen.
j *KZ:* junge Kalkzelle, *ä KZ:* ältere Kalkzelle.

Die dritte Erscheinungsform der Kalkzellen, die grosse Vakuolenzelle, fehlt in der ersten Phase der Postembryonalzeit vollständig. Sie wird häufig bei sieben bis acht Tage alten Tieren sichtbar. Auffällig ist, dass die ersten Zellen, die in diesem Endstadium auftreten, oft unvollständig entwickelt sind. Es fehlen ihnen die normalerweise in der grossen Vakuole enthaltenen Einschlüsse. Die auf den Schnittpräparaten leer erscheinende Vakuole enthält höchstens eine kleine, bei der Färbung nach Prenant grüngefärbte Partikel. Ungefähr vom achten postembryonalen Tag an liegen die Kalkzellen in allen ihren Erscheinungsformen vor, wobei wie bei der adulten Drüse bald der eine, bald der andere Typ zahlenmässig überwiegt.

Umwandlung der Eiweisszellen zu SR-Zellen

Bei den Eiweisszellen zeigen sich die ersten Andeutungen eines Strukturwandels im Durchschnitt erst um den vierten postembryonalen Tag. Die Veränderung besteht in erster Linie in einer vermehrten Ausbildung von kleineren Vakuolen. Wie früher beschrieben wurde, nimmt am Ende der Embryonal-

periode die grosse Eiweissvakuole den grössten Teil der Zelle ein. Kleinere Vakuolen sind nur in geringer Anzahl in der Nähe des Kernes, seitlich oder zum Teil als schmale Randschicht am Apex der Zelle zu finden. Auf dieser gegen das Lumen gerichteten Seite treten sie nun in stärkerem Masse auf (Abb. 18, 19a, 20c und d). Sie dringen vom Zellapex her in immer grösserer Zahl weiter gegen basal vor. In der Grösse variieren die kleinen Vakuolen stark; ihr Durchmesser kann bis zu 15μ betragen.

Abb. 19.

Postembryonale Umwandlung der Eiweisszellen zu Sekretions-Resorptionszellen in der Mitteldarmdrüse von *Deroceras*.

a) kleine Randvakuolen neben grosser Eiweissvakuole,
b) frühere grosse Eiweissvakuole stark reduziert, in
c) verschwunden, kleine Vakuolen vermehrt,
d) gefärbter Inhalt der kleinen Vakuolen z.T. zu grösseren Kugeln kondensiert,
e) Sekretions-Resorptionszelle mit Granula.

Parallel zur Ausdehnung der kleinen Vakuolen wird der Umfang der grossen Vakuole reduziert. Sie weicht aus dem apikalen Teil der Zelle zurück und liegt oft noch längere Zeit in geringer Grösse dem basalen Zellrand an. Schliesslich schwindet auch dieser letzte Rest, und die kleinen Vakuolen nehmen ihren Platz gänzlich ein (Abb. 19c).

Wie bei den Zellen des Eiweissorganes zeigt sich auch hier gleichzeitig mit der Reduktion des Vakuolenvolumens eine Änderung in der Färbereaktion. Am auffälligsten ist sie bei der PAS-Reaktion sichtbar. Die tiefrote Farbe der zentralen Vakuole beginnt sich zu verlieren. Die kleinen Vakuolen dagegen ergeben weiterhin, gleich wie auch die extracellulär im Mitteldarmdrüsenlumen gelagerten Stoffe, eine stark positive Reaktion. Sie heben sich dadurch deutlich vom Rest der grossen Vakuole ab. Färbeunterschiede treten zwischen ihnen bei der PAS-Reaktion nicht auf. Im Gegensatz dazu sind bei der Färbung nach Prenant die früher schon erwähnten Farbdifferenzen der Randvakuolen deutlich ausgeprägt (Abb. 19). Es ist anzunehmen, dass auch hier die gelben, in der Färbung mit dem Inhalt des Drüsenlumens übereinstimmenden Vakuolen, Stoffe enthalten, die aus dem Lumen aufgenommen wurden. In den grüngefärbten Vakuolen, die die gleiche Färbung zeigen wie die frühere grosse Eiweissvakuole, scheint bereits eine Transformation der eingelagerten Stoffe stattgefunden zu haben. Gesetzmässigkeiten in der Verteilung von grün- und gelbgefärbten Vakuolen innerhalb der Zelle lassen sich keine finden. Vielfach, vor allem bei Zellen, die nur noch kleine Vakuolen enthalten, wird ein Überwiegen der gelbgefärbten beobachtet.

Zwischen den Vakuolen ist ein nach der Prenant-Färbung rotgefärbtes Plasmanetz sichtbar, das die einzelnen Vakuolen umgibt und sie gegeneinander deutlich abgrenzt. Wie bei den grossen Eiweisszellen des Eiweissackes, bildet sich auch bei den kleineren der Mitteldarmdrüse häufig am apikalen Zellrand eine breitere Plasmazone aus.

Nach einem nächsten Entwicklungsschritt ist die angefärbte Substanz, welche die kleinen Vakuolen bis dahin gleichmässig ausfüllte, vom umsäumenden Plasma abgehoben (Abb. 19d, 20e) und im Zentrum der Vakuole zu einer grossen homogenen Kugel kondensiert. Um diesen inneren Bezirk ist eine unterschiedlich breite, auf den Schnittpräparaten ungefärbte Zone entstanden. Die bei der Prenant-Färbung intensiv rotgefärbten Plasmastränge treten allmählich zurück und umspannen die nun farblosen Vakuolen nur noch als feine Fäden. Die in der Vakuole enthaltene Kugel färbt sich bei Prenant grün an.

Nach dem Auftreten dieser in einer farblosen Vakuole gelegenen Kugeln, präsentieren sich die ehemaligen Vakuolenzellen in einem den SR-Zellen der adulten Drüse vergleichbaren Zustand. An Stelle der anfänglich sehr grossen treten in der Folge kleinere Granula auf (Abb. 19e), bis schliesslich eine in adulttypischer Weise mit kleinen Granula dichtgepackte Zelle vorliegt. In einzelnen Fällen belegt ein noch am basalen Zellrand erhaltener Vakuolenrest die Herkunft aus den Eiweisszellen.

Während dieser Umwandlungsvorgänge verlieren die Kerne ihre abgeplattete Form wieder. Sie liegen im basalen Teil der Zelle zwischen den kleinen Vakuolen eingebettet und sind stark unregelmässig geformt (Abb. 19b, c, d).

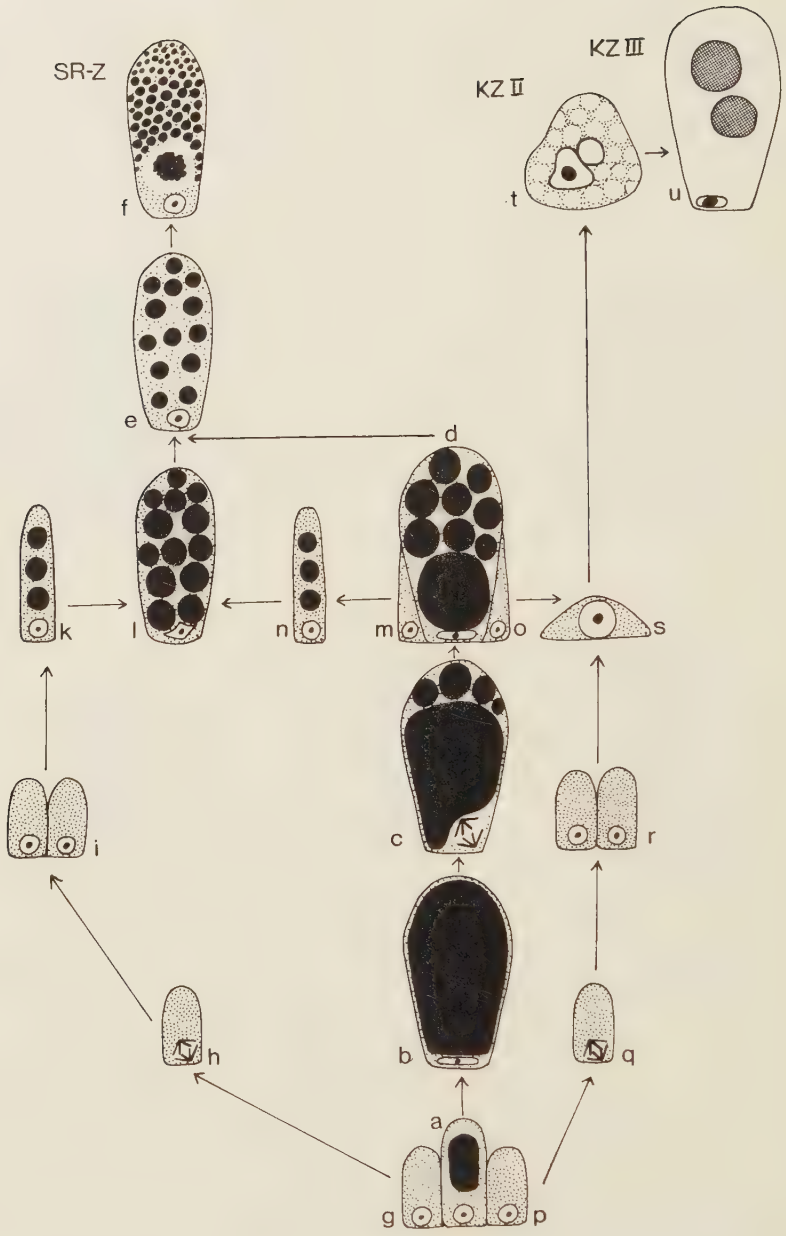


Abb. 20.

Schematische Übersicht: Ausbildung und Umgestaltung der verschiedenen Zellformen der Mitteldarmdrüse im Laufe der embryonalen und postembryonalen Entwicklung (Limaciden). Nähere Angaben im Text.

Später, meist erst nach der Ausbildung der kleinen Granula, sind die Kerne wieder von annähernd kugeliger Gestalt (Abb. 19e, 20e, f).

Die Höhe der Zellen hat sich in von Individuum zu Individuum unterschiedlichem Masse verringert. Die Zellen sind oft im basalen Teil verschmälert und ragen kolbenförmig ins Lumen vor. Die basale Verengung scheint mit der Ausdehnung der Kalkzellen und dem Auftreten zahlreicher neuer Zellen in Zusammenhang zu stehen.

Die typischen SR-Zellen treten im Durchschnitt um den sechsten bis achten postembryonalen Tag auf. Etwas später lassen sich auch die im basalen Teil der Zelle in einer Vakuole angehäuften granulären Massen nachweisen (Abb. 20f).

Während diesen Umwandlungsvorgängen setzt die follikuläre Gliederung der Mitteldarmdrüse ein. Die Oberfläche des Organes wird dadurch stark vergrössert. Eine Zunahme der Zellzahl wurde bei den Kalkzellen bereits erwähnt. Aber auch die Anzahl der nun vorhandenen SR-Zellen übersteigt bei weitem die Zahl der früheren Vakuolenzellen. Es sind oft bereits deutlich mehr Zellen mit mehreren kleinen Vakuolen ausgebildet, als ursprünglich Eiweisszellen vorhanden sein konnten. Das deutet darauf hin, dass die ersten der neuentstehenden Zellen nicht sogleich den Bau der ausdifferenzierten SR-Zellen annehmen und Granula ausbilden, sondern, solange in den ehemaligen Eiweisszellen noch die kleinen Vakuolen vorliegen, gleichfalls Vakuolenstrukturen enthalten (Abb. 20, k und n→l).

Zellvermehrung

Für das späte Embryonalstadium wurde das gehäufte Auftreten von Mitosestadien in den Zellnestern betont und daraus geschlossen, dass die Zellvermehrung von den undifferenziert gebliebenen Zellen ausgehe. In der postembryonalen Phase sind Mitosekerne oft in unmittelbarer Nähe von restlichen Eiweissvakuolen gelegen. Sie weisen auf Kernteilungen innerhalb der Eiweisszellen hin (Abb. 20c). In vielen Fällen lassen sich jedoch infolge der dichtgedrängten Zellanordnung die Mitosestadien nicht mit Sicherheit den Vakuolenzellen zuordnen. Einen sichern Beweis erbrachte eine durch die Präparationsmethode aus dem Zellverband abgesprengte Eiweisszelle, die frei ins Mitteldarmdrüsenlumen zu liegen gekommen war. Ihr basal in der Zellmitte gelegener Kern befindet sich in der Anaphase (Abb. 21). Es zeigt sich damit, dass die früher stark verformten Eiweisszellkerne ihre Teilungsfähigkeit beibehalten haben und nun nach ihrer erneuten Umgestaltung zur Zellvermehrung beitragen.

Abb. 21.

Zellkern einer Eiweisszelle der Mitteldarmdrüse in Teilung *(Deroceras)*.

Der Nachweis von Mitosestadien in Eiweisszellen erlangt eine besondere Bedeutung im Hinblick auf die Differenzierung kleinerer Mitteldarmdrüsenabschnitte, die ausschliesslich Vakuolenzellen enthalten. Es sind an diesen Stellen weder in der Embryonalperiode angelegte Kalkzellen vorhanden, noch finden sich indifferente Zellen, aus denen ein Hervorgehen der Adultelemente möglich wäre. Es ist anzunehmen, dass es hier durch die Kernteilungsaktivität der Eiweisszellen zur Bildung neuer Zellen kommt (Abb. 20 m und o), die sich zu Kalk- und SR-Zellen weiterentwickeln (Abb. 20, m→n und o→s).

2. Eiweissack

Die Verlagerung des Eiweissackes ins Körperinnere, die im Schlüpfmoment noch voll im Gange ist, kommt in den ersten postembryonalen Tagen zum Abschluss. Der dorsal vom Magen gelegene Abschnitt folgt dem bereits nach ventral und hinten vorgerückten inneren Teil auf die linke Seite. Er liegt schliesslich der hintersten Partie des Magens seitlich an. Das Epithel des verlagerten Abschnittes enthält anfänglich noch die für den Eiweissack typischen Vakuolenzellen, deren Umfang bei den einzelnen Individuen in unterschiedlichem Masse reduziert ist. Nach dem 6. bis 7. postembryonalen Tag zeigt das Epithel in demselben Abschnitt den Bau der Mitteldarmdrüse, wo sich mittlerweile die Differenzierung zur Adultstruktur weitgehend oder ganz vollzogen hat. Die in einzelnen Fällen zwischen den Elementen der adulten Drüse gelegenen Vakuolenzellen mit grossen, für den Sack typischen Kernen, lassen noch erkennen, dass dieser Abschnitt ursprünglich das Eiweissorgan darstellte. Der Eiweissack wird somit in der ersten Postembryonalzeit zu einem Lappen der Mitteldarmdrüse umgebaut. Wie bei den übrigen Mitteldarmdrüsenteilen werden auch hier die Vakuolenzellen umgewandelt und in die Adultform des Epithels einbezogen. Die früher in extremer Weise differenzierten Zellen des Eiweissorganes sind in Form und Grösse bereits gegen den Schlüpfmoment den Vakuolenzellen der übrigen, später entstandenen Mitteldarmdrüsenabschnitte sehr ähnlich geworden (Abb. 14). Es erstaunt daher nicht, dass auch sie erhalten bleiben und sich in gleicher Weise zu Elementen des definitiven Epithels umbilden.

Die Umwandlungsvorgänge, die schon am Ende der Embryonalperiode einsetzten, laufen nach dem Schlüpfen in gleicher Weise fort. Die schon erwähnte Änderung in der Färbereaktion tritt nun deutlich in Erscheinung. Im allgemeinen zeigt sich der Farbumschlag zuerst bei den in der Spitze des Eiweissackes gelegenen Zellen.

Die Verkleinerung der Zellen geht mindestens dort, wo die Zellen nicht schon im Schlüpfmoment sehr stark abgeflacht sind, in den ersten postembryonalen Tagen weiter. Die Zellgrössen variieren weiterhin von Individuum zu Individuum sehr stark.

Im grossen und ganzen entsprechen die verkleinerten Sackzellen in ihrer Struktur den sich umwandelnden Vakuolenzellen der übrigen Mitteldarmdrüsen-

abschnitte. Zwischen den einzelnen Zellen können sich hier jedoch deutliche Unterschiede in der Ausdehnung der Plasmabezirke und in der Anzahl und Verteilung der kleinen Vakuolen ergeben.

Die Kerne sind anfänglich noch vielfach in ihrer auffälligen, ursprünglichen Grösse erhalten und in der Form den kleinen Vakuolen angepasst. Der Kernumfang wird allmählich reduziert und nimmt wieder normalere Ausmasse an. Unregelmässig geformte Kerne treten immer seltener auf.

Zellen, die neben einer Vakuole und einem vergrösserten Kern im apikalen Teil kleine Vakuolen oder Granula enthalten, zeigen, dass auch hier gleich wie bei den übrigen Mitteldarmdrüsenabschnitten aus den Vakuolenzellen SR-Zellen hervorgehen. Über die Herkunft der Kalkzellen in diesem vom Eiweissack stammenden Teil und der später für das Wachstum des Epithels und den Zellersatz benötigten indifferenten Zellen, können nur Vermutungen geäussert werden.

Im Unterschied zu den meisten Abschnitten der übrigen Mitteldarmdrüsenteile weist der Eiweissack nur eine Zellsorte, die Vakuolenzellen, auf. Da sich die Kerne der Eiweissackzellen wieder zur normalen Grösse zurückverwandeln, ist anzunehmen, dass auch sie, wie die Kerne der übrigen Vakuolenzellen, bei denen sich Mitosen deutlich nachweisen lassen, noch zur Teilung befähigt sind und neue Zellen entstehen lassen, aus denen sich die weiteren Adultelemente entwickeln.

3. Magen

In den ersten postembryonalen Tagen liegt das Magenepithel unverändert in seiner abgeflachten Form vor. Vom vierten bis fünften Tag an beginnt im Durchschnitt die Höhe der Zellen wieder zuzunehmen. Sie beträgt im ausdifferenzierten Epithel bei den grössten Zellen bis zu 50µ. Die Zellen sind im basalen Abschnitt häufig äusserst schmal und weiten sich gegen den Apex zu stärker aus. Im voll entwickelten Epithel ist die Zellhöhe an den meisten Stellen nicht einheitlich. Auf einige eng zusammengelagerte hohe Zellen folgen meist niedrigere (Abb. 22).

Parallel zu den Änderungen in der Zellgestalt differenziert sich die für die Adultform des Magens typische Zellstruktur heraus. Das gleichmässig dichte Plasma lockert sich auf und schliesst zwischen sich kleinere Vakuolen ein. Bei der Färbung nach Millot treten am apikalen Zellrand zahlreiche kleine bläschenartige Strukturen auf, die intensiv rotgefärbt sind.

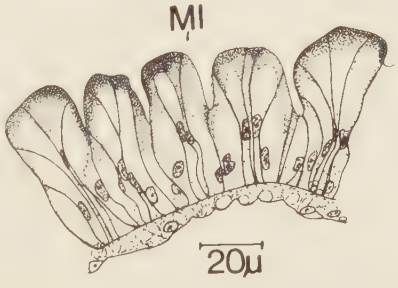


Abb. 22.

Magenepithel, adulter Bau *(Deroceras)*.

Während allen Differenzierungsschritten lassen sich häufig Mitosen nachweisen. Durch die fortlaufende Neuentstehung von Zellen wird die mit dem Übergang zur zylindrischen Zellform verbundene Verkleinerung der Grundflächen ausgeglichen, sodass sich der Umfang des Magens ungefähr gleich bleibt. Einzig die starke Spannung verschwindet mit der Abnahme der eingelagerten Eiweissmassen.

Die definitive Struktur des Magens wird im Durchschnitt um den siebten bis achten Postembryonaltag erreicht.

4. Enddarm

Die Differenzierung des Darmes setzt mit der Ausbildung von kleinen Vakuolen in einzelnen Abschnitten noch unmittelbar vor dem Ende der Embryonalzeit ein. Sie vollzieht sich nach dem Schlüpfen weiter. Die Adultstruktur des Darmes wird im Laufe der zweiten Woche erreicht. In den ersten postembryonalen Tagen fällt besonders die Ausbildung von Granula auf (Durchmesser 1-4μ je nach Schnittserie) die nur in der nach der rechten Seite zu gerichteten Schleife, die in den zur Mantelhöhe aufsteigenden Schenkel übergeht, auftreten. Die Granula färben sich rot (Millot), schwarz (Prenant) oder gelb (Azan) an und füllen apikal vom Kern die Zelle in grösserer Zahl aus. Möglicherweise sind sie identisch mit Granula, die von Haffner (1923) und Sumner (1966) in Keulenzellen des Darmkanales von *Helix* beschreiben.

Der Darmkanal des adulten Tieres zeigt verschieden strukturierte Abschnitte. An einzelnen Stellen tragen die Zellen lange Cilien, während an anderen ein Stäbchensaum ausgebildet ist. Streckenweise enthalten annähernd alle Zellen Vakuolen; in anderen Abschnitten liegen nur einzelne Vakuolenzellen zwischen Zellen mit gleichmässig dichtem Plasma. Eine genauere histologische Analyse des voll entwickelten Darmes wurde nicht durchgeführt.

5. Vorderdarmdrüsen

Die Vorderdarmdrüsen vergrössern sich in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen stark. Sie dehnen sich um die vordere Partie des Magens weiter aus. Vor allem aber erweitern sich die auf der Dorsalseite des Magens gelegenen Abschnitte; ihre Vergrösserung erfolgt parallel zum Weichen des Eiweissackes, dessen Platz sie schliesslich einnehmen.

6. Fütterungsversuche

a) *Futteraufnahme*

In den ersten Tagen nach dem Schlüpfen nehmen die jungen Schnecken keine Nahrung auf. Ein Fressen an den Gallertresten der eigenen Eihülle oder an be-

nachbarten Eiern, wie CARRICK (1939) für *Agriolimax* angibt, liess sich nie beobachten. Die frischgeschlüpften Tiere verliessen das Gelege meistens rasch. Am Salat, auf dem die Schnecken nach dem Schlüpfen gehalten wurden, lassen sich keine Frasspuren finden. Die Exkremente sind anfänglich weisslich und zeigen erst nach einigen Tagen eine Grünfärbung, wie sie bei adulten Tieren nach Salatfütterung auftritt. Da die Durchsichtigkeit der Haut in den ersten postembryonalen Tagen erhalten bleibt, kann eine Futteraufnahme zudem leicht am lebenden Tier nachgewiesen werden. Das im Salat enthaltene Chlorophyll passiert mindestens zum Teil den Verdauungskanal unzerstört, sodass unter der Lupe in den Mitteldarmabschnitten gelegene, grüngefärbte Nahrungsbestandteile gut erkennbar sind.

Der Zeitpunkt der ersten Futteraufnahme variiert stark. Von einer grösseren Anzahl frischgeschlüpfter Schnecken frassen einige wenige (7 von 53) bereits am vierten Tag, ungefähr ein Drittel (23 von 71) am fünften, mehr als die Hälfte (46 von 76) am sechsten und fast alle (81 von 90) am achten Tag.

Auffallend ist, dass der Beginn der Nahrungsaufnahme zeitlich ungefähr mit dem Auftreten der definitiven Strukturen in der Mitteldarmdrüse zusammenfällt. FOL (1880) beschreibt denn auch, dass die jungen Schnecken, wenn der Eiweissvorrat aufgebraucht ist, beginnen, vegetabilische Nahrung zu sich zu nehmen, worauf die larvale „Leber" sich alsbald in die adulte Drüse umwandle. Nach dieser Darstellung gibt erst das Grünfutter den Anstoss zur Umgestaltung.

Die Beobachtungen an *Deroceras* führen jedoch zu einer anderen Folgerung. Auf Grund verschiedener Sachverhalte ist nicht anzunehmen, dass bei *Deroceras* die erste Nahrungsaufnahme einen so entscheidenden Einfluss auf die Umbildungsprozesse der Mitteldarmdrüse ausübt. So sind die Kalkzellen schon embryonal angelegt und in vereinzelten Fällen bereits im Schlüpfmoment bis zum Stadium II entwickelt. Auch die ersten Differenzierungen innerhalb der Eiweisszellen, wie die Bildung der kleinen Vakuolen, fallen sicher in die Zeit vor der ersten Futteraufnahme.

Der Frage nach der Bedeutung der Grünfutteraufnahme für den Ablauf der Differenzierungsprozesse wurde durch Versuche an ungefütterten und eiweissgefütterten Schnecken nachgegangen.

b) *Ungefütterte Tiere*

Eine Anzahl frischgeschlüpfter Schnecken wurde von jeglicher Nahrung ferngehalten. Die Tiere wurden unmittelbar nach dem Schlüpfen in Glasröhrchen gebracht, die auf beiden Seiten mit Nylongaze verschlossen und mit feuchter Watte bedeckt waren.

Ungefütterte und gefütterte Tiere einer Kontrollgruppe entsprechen sich in ihrem Wachstum in den ersten Tagen. Erst später bleibt die Grössenzunahme der Schnecken, die kein Futter erhalten, deutlich zurück.

Bei der histologischen Analyse der Hungertiere zeigt sich, dass die Eiweisszellen der Mitteldarmdrüse zu granulaenthaltenden SR-Zellen umgebildet sind. Es fehlen jedoch überall die in einer grösseren Vakuole zusammengelagerten gelben Granula. Die Kalkzellen liegen in allen Stadien vor. Auch bei ihnen besteht die einzige Abweichung vom Bild, das sich bei der Drüse normal gefütterter Tiere bietet, in einem Ausbleiben der gelbbraunen Einschlüsse, die sonst beim Stadium III auftreten. Gleich wie bei den ersten im Stadium III erscheinenden Kalkzellen ist höchstens eine kleine, bei der Färbung nach Prenant grüne Partikel in der grossen Vakuole zu finden.

c) *Eiweissfütterung*

Fol versuchte die Abhängigkeit der Umwandlung der Eiweisszellen von der Nahrung zu beweisen, indem er frischgeschlüpfte Schnecken *(Helix)* weiterhin mit Eiweiss fütterte. Die Eiweisszellen, die nach Fol nur im Eiweissack ausgebildet sind, sollen dabei in ihrer ursprünglichen Struktur über den Schlüpfmoment hinaus erhalten bleiben. Die Umbildung des Eiweissackes wird so lange verhindert, wie die Eiweisszufuhr andauert und erfolgt erst nach der Aufnahme von Grünfutter. In der gleichen Arbeit (1880) beschreibt jedoch Fol, dass der Umbau des Eiweissackes mit einem teilweisen Zerfall der Zellen verbunden sei, wobei die Zellmembranen bereits in den letzten Stunden vor dem Schlüpfen verschwinden. Es erscheint daher unwahrscheinlich, dass das im Schlüpfmoment in vollem Zerfall begriffene Organ unter dem Einfluss einer erst postembryonal wirksam werdenden Eiweissfütterung sich rekonstituieren und seine volle Funktion wieder aufnehmen soll.

Beim Eiweissack der Limaciden bleiben die Zellen zwar über die Embryonalperiode hinaus intakt; sie liegen aber im Schlüpfmoment in stark reduzierter Form vor. Es ist daher nicht anzunehmen, dass sie nach ihrer Verlagerung ins Körperinnere ihre volle Funktion und Grösse bei einer fortgesetzten Eiweisszufuhr wieder erlangen. Auf der Höchststufe ihrer Entwicklung stehen dagegen beim Schlüpfen die in den übrigen Mitteldarmdrüsenabschnitten gelegenen Eiweisszellen, die den Eiweissack in seiner Funktion abgelöst haben. Sie finden sich auch bei *Helix*, wo sie anscheinend von Fol dem Eiweissack zugerechnet wurden. Es wäre denkbar, dass diese noch voll tätigen Eiweisszellen ihre Vakuolenstruktur und ihre transitorische Funktion bei einer weitergehenden Eiweissaufnahme beibehalten und sich vorerst nicht ausdifferenzieren.

Eiweissfütterungsversuche, die an *Deroceras* wiederholt wurden, bestätigten jedoch diese Annahme nicht. Jungen Schnecken, die auf gleiche Art wie die ungefütterten Tiere gehalten wurden, stand vom Schlüpfmoment an als einzige Nahrungsquelle — abgesehen von den im Körperinneren gespeicherten Stoffen — das Eiweiss frisch abgelegter oder unentwickelter Eier zur Verfügung. Das Eiweiss wurde nach den Angaben von Fol durch Anstechen der Eier zum Hervorquillen gebracht.

Die histologische Untersuchung der mit Eiweiss gefütterten Tiere zeigt, dass die grossen Eiweissvakuolen sowohl in dem ehemaligen Sackabschnitt als auch in allen übrigen Teilen der Mitteldarmdrüse verschwunden sind. Die Umwandlung der Eiweisszellen ist jedoch bei annähernd gleich alten Individuen unterschiedlich weit fortgeschritten. Bei den einen Tieren hat sich die Entwicklung bis zur Ausbildung von Granula vollzogen. Diesen SR-Zellen fehlen stets die in einer einzigen Vakuole zusammengelagerten Einschlüsse. Bei einer zweiten Gruppe führte die Differenzierung nur bis zum Entstehen der kleinen angefärbten Vakuolen, die von deutlich hervortretenden Plasmasträngen umgeben sind. Der Kern ist in seiner für dieses Stadium typischen unregelmässigen Form erhalten.

Die Kalkzellen treten überall in allen drei Stadien auf. Im Unterschied zu den normalgefütterten Tieren unterbleibt die Bildung der gelbbraunen Kugeln in den Vakuolenzellen des Stadiums III.

Bei allen Tieren der zweiten und bei einzelnen der ersten Gruppe ist die follikuläre Gliederung der Mitteldarmdrüse ausgeblieben oder nur schwach ausgeprägt. Auffällig ist, dass die Follikelbildung auch bei Tieren, die nach dem Entwicklungsgrad der SR-Zellen unter die erste Gruppe fallen, wenig weit fortgeschritten sein kann. Das weist möglicherweise darauf hin, dass auch bei ihnen anfänglich eine Verzögerung in der Umbildung der Drüse vorlag.

Der ersten Gruppe mit weit differenziertem Epithel gehören neben einzelnen jüngeren vor allem die älteren der untersuchten Tiere an. Die kleinen Vakuolen sind dagegen fast ausschliesslich nur bei drei bis vier Wochen alten Tieren erhalten geblieben.

Ein Ausbleiben oder verlangsamtes Ablaufen der Differenzierungsvorgänge im Mitteldarmdrüsenepithel, die zu einem Fortbestehen transitorischer Strukturen führen, ist auch bei normalgefütterten Tieren beobachtet worden. Die Verzögerung in der Umgestaltung ist jedoch in diesen Fällen stets mit fehlendem Wachstum und einem kümmerlichen Aussehen verbunden. Die mit Eiweiss gefütterten Tiere zeigen dagegen mindestens in den ersten drei Wochen eine starke Grössenzunahme, die dem Wachstum der Tiere einer normalgefütterten Kontrollgruppe entspricht. Ebenso setzt die Ausbildung der Geschlechtsorgane ein. Das Erhaltenbleiben von Strukturen, die sonst nur der ersten postembryonalen Zeit zukommen, ist somit bei den mit Eiweiss gefütterten Tieren nicht auf eine allgemeine Entwicklungsverzögerung zurückzuführen.

Die Mitteldarmdrüse dehnt sich entsprechend den allgemeinen Wachstumsvorgängen gleichfalls aus. Ihre Vergrösserung drückt sich deutlich in den häufigen Mitosen aus. In einem früheren Abschnitt ist erwähnt worden, dass die neuentstehenden SR-Zellen eine Struktur annehmen, die mit dem Entwicklungsgrad der ehemaligen Eiweisszellen übereinstimmt. Dies zeigt sich besonders deutlich bei den mit Eiweiss gefütterten Tieren.

Das Ziel dieser Versuche, eine an die embryonale lückenlos anschliessende postembryonale Eiweissaufnahme, lässt sich nicht erreichen. Beobachtungen ergaben, dass die frischgeschlüpften Schnecken nicht nur kein Interesse für Salat bekunden, sondern anfänglich auch keine Reaktion auf Eiweissfutter zeigen. Die Tiere kriechen in der ersten Postembryonalzeit um die Eier herum, ohne das Eiweiss zu beachten. Fressbewegungen sind keine festzustellen. In einzelnen Fällen begannen die Tiere am zweiten bis dritten, im Durchschnitt um den fünften Tag intensiv Eiweiss aufzunehmen. Nach der dritten bis vierten Woche scheint die Intensität der Eiweissaufnahme nachzulassen. Auf die Bedeutung, die möglicherweise der nur zeitweiligen Eiweissaufnahme zukommt, soll im nächsten Abschnitt eingegangen werden.

d) *Folgerungen aus den Fütterungsversuchen*

Die frischgeschlüpften Schnecken leben in der ersten Postembryonalzeit von den Eiweissvorräten, die sie im Körperinneren aufgespeichert haben. Damit steht den gefütterten wie den ungefütterten Tieren anfänglich die gleiche Nahrung zur Verfügung. Ein Ausbleiben des Grünfutters wirkt sich dementsprechend erst nach einiger Zeit, wenn die Vorräte aufgezehrt sind, auf das Wachstum der Tiere aus.

Die Fütterungsversuche zeigen, dass sowohl die Umwandlung der Eiweisszellen zu den granulaenthaltenden SR-Zellen als auch die Ausbildung der verschiedenen Stadien der Kalkzellen unabhängig von der Aufnahme vegetabilischer Nahrung vor sich geht. Es folgt daraus, dass der ersten Grünfutteraufnahme für die Umbildung des Epithels nicht die Bedeutung eines auslösenden Reizes zukommt.

Die Entwicklung der Kalkzellen verläuft anscheinend vollständig unbeeinflusst von der Ernährungsart. Auch eine weitergehende Eiweissernährung wirkt sich nicht auf ihre Differenzierung aus.

Bei den Vakuolenzellen scheint dagegen der Verlauf der Entwicklung in der ersten Postembryonalzeit durch das in den Drüsenlumina gespeicherte Eiweiss bestimmt zu werden, das die späteren SR-Zellen zuerst noch zu verarbeiten haben. Entsprechend dieser Verdauungsarbeit verstärkt sich die Bildung der für die Eiweissaufnahme charakteristischen Struktur, der kleinen Vakuolen. Im Unterschied zu der während der Embryonalperiode erfolgenden Nahrungsaufnahme, werden die resorbierten Stoffe nicht mehr in einer grösseren Vakuole angehäuft. Besonders deutlich zeigt sich die Anpassung an die vorübergehende Ernährungsweise bei den neuentstehenden Zellen, die, solange noch Eiweissstoffe vorliegen, gleichfalls kleine Vakuolen ausbilden. Es lässt sich daher vermuten, dass die Weiterentwicklung der Eiweisszellen zu der ausdifferenzierten Form der SR-Zellen durch das Fehlen von Eiweisstoffen gefördert wird.

Diese Annahme bestätigen die weiterhin mit Eiweiss gefütterten Tiere, bei denen während den ersten drei bis vier Wochen mindestens mehrheitlich die Vakuolenstrukturen erhalten bleiben. Zu einem gleichen Schluss führt auch die

in manchen Fällen beobachtete Tatsache, dass die Ausbildung der Granula zeitlich ungefähr mit dem Auftreten von leeren Lumina in der Mitteldarmdrüse zusammenfällt. Auch aus dem Vergleich mit der Mitteldarmdrüsenentwicklung der Arioniden ergeben sich Anhaltspunkte, die für die Richtigkeit dieser Annahme sprechen. Bei *Arion* ist die Masse der extracellulär gelagerten Eiweisstoffe gering; die neuentstehenden Zellen bilden entsprechend sogleich Granula aus.

Unbekannt bleibt, was bei einem Teil der mit Eiweiss gefütterten Tiere — vorwiegend bei den älteren der untersuchten Individuen — eine vollständige Umwandlung der Eiweisszellen bewirkt. Es besteht die Möglichkeit, dass durch die fehlende Futteraufnahme in den ersten Tagen zwischen dem Schwinden der vor dem Schlüpfen aufgenommenen Eiweisstoffe und der Aufnahme von neuen eine Lücke in der Eiweissversorgung entsteht, die eine Weiterentwicklung der Eiweisszellen zur Folge hat. Es mag dies für Tiere zutreffen, die bereits am 12., bzw. am 17. Postembryonaltag Granulastrukturen zeigten. Weiterhin ist denkbar, dass die Ausdifferenzierung des Mitteldarmdrüsenepithels bei älteren Individuen sich mit der später weniger intensiven Nahrungsaufnahme erklären lässt. Möglicherweise wirken sich die künstlichen Lebensbedingungen auf die Länge ungünstig auf das Befinden der Tiere aus, die nach den ersten Wochen der Eiweissernährung auch kein Wachstum mehr zeigen.

Die Fütterungsversuche stützen überdies die Angaben, die in einem früheren Abschnitt über die Natur und Funktion der gelbbraunen Einschlüsse der SR- und Kalkzellen gemacht wurden. Dass allein ihr Entstehen von einer Grünfutteraufnahme abhängig ist, und sie sowohl bei den ungefütterten als auch bei den mit Eiweiss gefütterten Tieren ausbleiben, weist ebenfalls darauf hin, dass sie Exkretstoffe der definitiven, adulten Ernährungsart darstellen.

IV. VERGLEICH MIT ARIONIDEN

Als weitere stylommatophore Nacktschneckenformen wurden zwei Arten aus der Familie der Arioniden (*Arion rufus* L., *Arion subfuscus* Drap.) in die Untersuchung mit einbezogen. Im Bau des Embryos zeigt sich bei ihnen eine weitgehende Übereinstimmung mit den Limaciden. In der Entwicklung des Mitteldarmsystemes ergeben sich jedoch einige Abweichungen von den bei *Deroceras* geschilderten Verhältnissen.

A. Lage und Ausdehnung der Mitteldarmorgane

Während der ersten Embryonalzeit besteht bei den Arioniden gleichfalls ein weit am Körper vorragender Eiweissack, der ohne deutliche Grenze in den linken Teil der späteren Mitteldarmdrüse übergeht.

Die Mitteldarmdrüse des adulten Tieres setzt sich bei den Arioniden ebenfalls aus zwei getrennten Abschnitten zusammen. Die topographischen Verhältnisse weichen jedoch vor allem während der Embryonalzeit in auffälliger Weise von den bei *Deroceras* gefundenen ab. Der mit dem Eiweissack in Verbindung stehende, dem linken Abschnitt der Limaciden entsprechende Lappen ist in der Entwicklungsperiode sehr gross. Er nimmt in der späteren Embryonalzeit nahezu den ganzen Fuss ein. Der zweite, rechte Mitteldarmdrüsenanteil bleibt während der ganzen Embryonalperiode klein. Er liegt in der vorderen Hälfte des Fusses über dem weit dorsal gelegenen Magen (Abb. 23). Zwischen seinen Lappen eingebettet enthält er die Darmschlingen. Gegen den Schlüpfmoment zu dehnt er sich links vom Magen nach ventral ziehend noch etwas weiter aus.

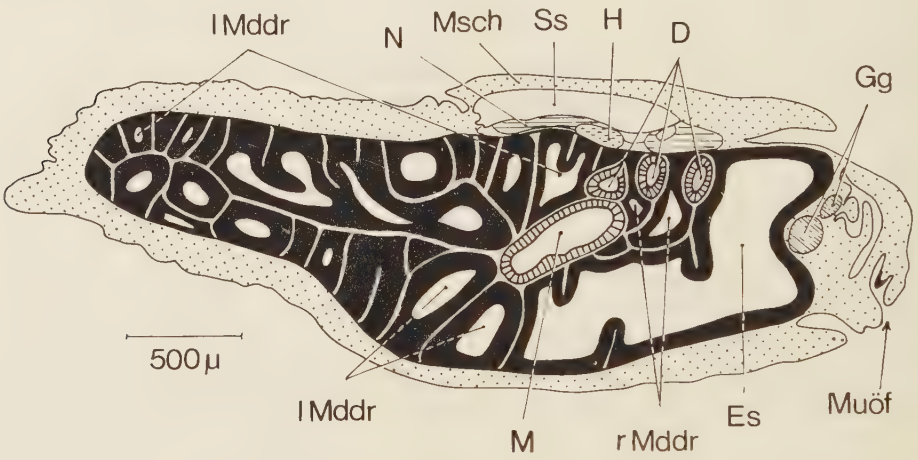


Abb. 23.

Arion subfuscus, zweiter Postembryonaltag, Sagittalschnitt.

In der letzten Phase der Embryonalzeit wird das Eiweissorgan ins Körperinnere eingezogen. Im Unterschied zu *Deroceras*, wo der Eiweissack zeitweilig dem Magen aufliegt, schiebt er sich ventral vom Magen, zwischen dem rechtsgelegenen Oesophag und dem kleinen Mitteldarmdrüsenabschnitt vorbei gegen innen vor. Die Verlagerung ist auch bei den Arioniden im Schlüpfmoment nicht abgeschlossen. Der Sack dehnt sich unmittelbar hinter der Ganglienmasse noch bis gegen die Dorsalseite aus (Abb. 23).

Gleichzeitig mit dem Eiweissack weicht im Laufe der ersten Postembryonaltage auch der mächtige linke Mitteldarmdrüsenabschnitt aus dem vorderen Teil des Fusses zurück. Er nimmt in seiner endgültigen Lage zusammen mit dem früheren Sackteil, der ganz in die Mitteldarmdrüse übergeht, noch die hintere

Körperhälfte ein. In der vorderen Partie dehnt sich nach dem Weichen dieser Teile der bis dahin kleine Mitteldarmdrüsenabschnitt stark aus. Er füllt zusammen mit den sich gleichfalls erweiternden Darmschleifen die vordere linke Hälfte des Fusses aus und setzt sich dorsal und ventral vom Magen gegen rechts fort.

Auch der Magen, der bis in die erste Postembryonalzeit hinein auffällig klein und dorsal gelegen bleibt, erweitert sich nach den erwähnten Umlagerungen zu seiner vollen Grösse. Er stellt in seiner definitiven Ausbildung einen weiten Sack dar, der sich in der ganzen rechten vorderen Körperhälfte und über sie hinaus nach links ausdehnt.

B. Histologie

1. Mitteldarmdrüse

a) *Embryonale Periode*

Während der Embryonalperiode entstehen in den beiden Mitteldarmdrüsenabschnitten wie bei den Limaciden in einem Teil der Zellen grosse Eiweissvakuolen. Der Grad der Vakuolisierung ist bei den Arioniden sowohl in bezug auf die Grösse der einzelnen Vakuolen als auch auf die Anzahl der zur Eiweissverdauung differenzierten Zellen höher als bei den Limaciden. Die Kerne der Vakuolenzellen sind auch hier sehr stark abgeflacht. Sie sind mehrheitlich gegen den Apex vorgerückt und liegen an einer Längsseite der Zelle.

Zellen ohne Vakuolen sind weniger häufig als bei Deroceras. Bei den zwischen den Eiweisszellen gelegenen unvakuolisierten Zellen handelt es sich auch hier entweder um kleine Zellen, die keinerlei Differenzierung zeigen oder um Zellen mit einem stark vergrösserten Kern, aus denen später die ersten Kalkzellen hervorgehen. Oft sind über grössere Strecken alle Zellen zu Eiweisszellen differenziert.

Frühzeitig setzt bei den Arioniden die follikuläre Gliederung des Organes ein. Sie ist bereits vor Beginn der Eiweissackverlagerung angedeutet und bis zum Schlüpfmoment schon weit fortgeschritten (Abb. 23). Die Follikel liegen dicht nebeneinander, sodass grössere Lumina relativ selten zu treffen sind. Eine Ausnahme macht der frühere Sackabschnitt, bei dem die Zellen weiterhin um einen grösseren Raum angeordnet sind. Durch die starke Vergrösserung der epithelialen Fläche wird die Ausbildung einer viel höheren Zahl von Eiweisszellen ermöglicht als vergleichsweise bei *Deroceras*. Da Magen und Darm, wie erwähnt wurde, beim Schlüpfen noch klein sind, und die Ausbildung der Geschlechtsorgane, die sich später gleichfalls im Fuss ausdehnen, noch nicht eingesetzt hat, enthält der Fuss über grössere Strecken im Schlüpfmoment eine nahezu kompakte Masse von Eiweisszellen.

b) *Postembryonale Periode*

Die Umwandlung zum adulten Epithel erfolgt in der Postembryonalzeit und zieht sich über eine längere Zeitspanne hin. Der Umfang der grossen Eiweissvakuolen wird allmählich reduziert. Die Kerne der Eiweisszellen sind wieder häufiger kugelig und liegen vielfach innerhalb einer grösseren Plasmazone. Gleichzeitig setzt eine starke Zellvermehrung ein. Sie geht einesteils von den Kernnestern aus, wo es anscheinend die undifferenziert gebliebenen Zellen sind, die laufend neue Zellen entstehen lassen. Anderseits lässt sich aus der Lage mancher Mitosefiguren vermuten, dass auch hier, gleich wie bei *Deroceras*, wo eindeutigere Verhältnisse vorliegen, die Kerne der Eiweisszellen nach ihrer Rückverwandlung wieder zur Teilung befähigt sind. Mitosen der Eiweisszellkerne erklären möglicherweise die häufigen, zwischen den Vakuolenzellen gelegenen Zellnester, die sehr bald schon viel zahlreicher sind, als es die undifferenziert gebliebenen Zellen im Schlüpfmoment anscheinend waren. In einzelnen Vakuolenzellen, denen Gruppen von neuentstandenen Zellen anliegen, lassen sich keine typischen Eiweisszellkerne mehr nachweisen. Es mag dies gleichfalls darauf hinweisen, dass der Kern sich zurückverwandelt und zur Entstehung von neuen Zellen beigetragen hat.

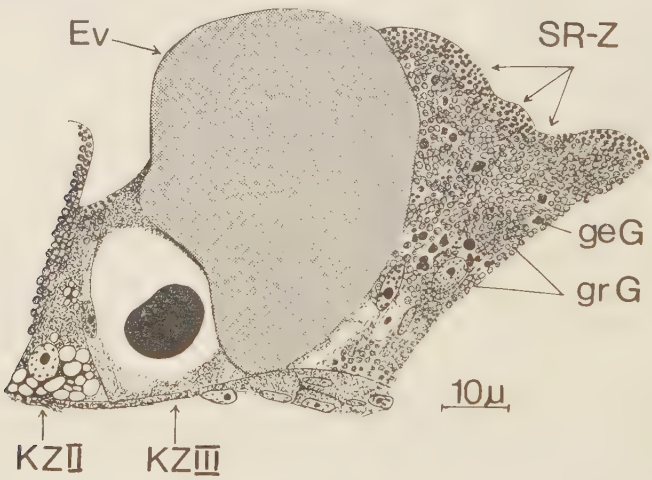


Abb. 24.

Ausschnitt aus dem Mitteldarmdrüsenepithel von *Arion subfuscus*, 13. Postembryonaltag. Restliche Eiweissvakuole zwischen den Adultelementen.
ge G: gelbe Granula, *gr G:* grüne Granula.

Ein Teil der neuentstehenden Zellen differenziert sich zu SR-Zellen, in denen sich sogleich die für diese Zellart typischen Granula ausbilden. Granulaenthaltende SR-Zellen liegen im kleineren Mitteldarmdrüsenabschnitt zum Teil bereits am Schlüpftag vor *(Arion rufus)*. Fast ebenso frühzeitig treten vereinzelt im Sta-

dium III der Kalkzellen gelbbraune Kugeln auf; die ersten liessen sich bereits am zweiten bis dritten Postembryonaltag finden *(Arion subfuscus)*.

Die Zellnester mit ihren bereits ausdifferenzierten Zellformen sind anfänglich als schmale Bezirke zwischen den Eiweisszellen gelegen. Sie breiten sich im Laufe der weiteren Entwicklung stark aus. Sie nehmen den Platz der Eiweisszellen ein, die sich mit der Grössenabnahme der Vakuole verkleinern und langsam zwischen den Adultelementen verschwinden. Im Unterschied zu den Limaciden wird die grosse Eiweissvakuole bei den Arioniden nicht durch kleinere Vakuolen ersetzt. Ob die der Vakuole zugehörenden Zellelemente weiterhin bestehen bleiben, liess sich nicht nachweisen. Eiweissvakuolen sind bei den Arioniden noch bis Ende der zweiten Postembryonalwoche im Mitteldarmdrüsenepithel anzutreffen. Die Adultelemente, die allmählich den Hauptanteil der Drüse ausmachen, liegen in allen Erscheinungsformen vor, längst bevor die letzten Vakuolenreste gewichen sind (Abb. 24). Wie aus dem Auftreten der verschiedenen Strukturen und Einschlüsse hervorgeht, haben sie ihre für die adulte Drüse typischen Funktionen voll aufgenommen.

c) *Entwicklungsunterschiede zwischen den Mitteldarmdrüsenabschnitten*

Auffällig sind die Unterschiede, die sich während der Entwicklung auch in der Struktur zwischen den beiden Mitteldarmdrüsenabschnitten ergeben. Im kleinen, rechten Abschnitt ist der Vakuolisierungsgrad wesentlich geringer. Die Eiweisszellen sind kleiner, die Zahl der unvakuolisiert gebliebenen Zellen ist im Vergleich zum ausgedehnteren Abschnitt hoch. Die indifferenten Zellen lassen anscheinend schon früh grössere Zellnester aus sich hervorgehen, in denen die Differenzierung bereits am Ende der Embryonalperiode einsetzt. Entsprechend der geringen Vakuolisierung und der frühzeitig einsetzenden Ausbildung der adulten Drüsenelementen liegt der rechte Abschnitt bereits nach den ersten Postembryonaltagen in der definitiven Form vor, während zur gleichen Zeit im hinteren (= linken) Abschnitt noch umfangreiche Eiweissvakuolen zu erkennen sind.

2. Eiweissack

Der Eiweissack stimmt in seinem Bau mit dem Eiweissorgan der Limaciden überein. Seine Riesenzellen enthalten ebenfalls neben wenigen sehr kleinen eine einzige grosse Vakuole. Die Kerne sind stark vergrössert und unregelmässig geformt.

Die Umwandlung des Eiweissackes zu einem Teil der adulten Mitteldarmdrüse vollzieht sich in gleicher Weise wie bei den übrigen vakuolentragenden Abschnitten. Die Vakuolen werden noch während der Embryonalzeit verkleinert, sodass im Schlüpfmoment neben vereinzelten grösseren, vorwiegend niedrige,

verschmälerte Zellen vorliegen. Ihre Herkunft aus den grossen Zellen des Eiweissorganes belegen die Kerne, die oft noch in unveränderter Grösse erhalten sind.

Zwischen den Vakuolenzellen treten auch hier in Gruppen vereinigt neuentstehende Zellen auf, die sich direkt in die Adultstruktur differenzieren. Beim Eiweissack fällt das Fehlen typischer Eiweisszellkerne bei Vakuolenzellen, die in der Nähe solcher Zellnester gelegen sind, besonders auf. Es ist zu vermuten, dass auch hier die Zellneubildung von der Kernteilungsaktivität der Eiweisszellkerne ausgeht.

3. Magen

Die definitive Struktur beginnt sich bereits beim noch wenig ausgedehnten Magen herauszubilden. Anzeichen einer Differenzierung zeichnen sich schon vor der Rücknahme des Eiweissackes ins Körperinnere ab. Distal vom Kern, der der Zellbasis anliegt, entsteht eine Vakuole, die bald die apikale Zellhälfte einnimmt. Sie färbt sich auf den Schnittpräparaten mit keinem der verwendeten Farbstoffe an. Beim schlüpfreifen Tier ist das Magenepithel ausdifferenziert und zeigt den für *Deroceras* geschilderten Bau. Nach den ersten Postembryonaltagen können neben Partien, bei denen die Zellen die für das vollentwickelte Organ typische unterschiedliche Höhe zeigen, kleinere oder grössere Abschnitte aus einem kubischen Epithel bestehen. Diese Erscheinung steht möglicherweise in Zusammenhang mit der starken Erweiterung des Magens, der in diesem Zeitpunkt seine volle Ausdehnung erlangt.

4. Futteraufnahme

Bei den Arioniden setzt die Futteraufnahme schon bald nach dem Schlüpfen ein. Von einer grösseren Anzahl Tiere nahmen etwas weniger als die Hälfte am ersten Postembryonaltag Grünfutter zu sich (35 von 79); am zweiten Tag waren es bereits zwei Drittel (78 von 118). Vom dritten Tag an lässt sich nur noch bei wenigen einzelnen Tieren keine Futteraufnahme feststellen.

Die regelmässige Futteraufnahme beginnt somit längst bevor die grossen Eiweissvakuolen aus dem Mitteldarmdrüsenepithel verschwunden sind. Der frühzeitige Fressbeginn erklärt auch das baldige Auftreten der gelbbraunen Kalkzelleneinschlüsse.

V. DISKUSSION

Bei den untersuchten Arten der Limaciden und Arioniden erfolgt die Verarbeitung der im Ei enthaltenen Eiweisstoffe in den Abschnitten der späteren Mitteldarmdrüse. Es werden keine besonderen, nur für die embryonale Ernäh-

rung bestimmte transitorische Organe angelegt, die später mit dem Nahrungswechsel wieder verschwinden. Das Eiweiss wird mit Hilfe von transitorischen Strukturen verarbeitet, die als erste Differenzierungen in späteren Adultorganen entstehen. Ein Teil der im Epithel der Mitteldarmdrüsenabschnitte gelegenen Zellen differenziert sich für die Eiweissverdauung und erlangt erst in der Postembryonalzeit nach ausgedehnten Umwandlungsvorgängen die definitive Struktur.

Es fällt auf, dass die einzelnen Mitteldarmdrüsenteile zu verschiedenen Zeitpunkten und in unterschiedlichem Mass in die Eiweissverarbeitung mit einbezogen werden. Die Eiweissvakuolen erreichen ihre höchste Ausbildungsstufe nicht in allen Abschnitten auf dem gleichen Stadium der Embryonalentwicklung. Diese zeitlichen und strukturellen Unterschiede in der Entwicklung der vakuolisierten Mitteldarmabschnitte scheinen mit der Ausformung der Schneckengestalt in Zusammenhang zu stehen.

Die ersten Eiweisszellen, die in nur geringer Anzahl den Embryo mit Nährstoffen versorgen, sind in einer extremeren Weise als die später folgenden für die transitorische Funktion differenziert. Der Mitteldarmabschnitt, der diese ersten vakuolisierten Zellen enthält, wird gegen die Aussenseite des Embryos verlagert, wo er sich unabhängig von der noch geringen Grösse des Tieres zu einem gewaltigen Sack ausweiten kann, der den restlichen Teil des Keimes in seiner Ausdehnung übertrifft. Neben dem verdauenden Mitteldarmepithel enthält die am Körper vorragende Partie zwei weitere für das embryonale Leben wichtige Organe, die Urniere und die Kopfblase. Durch die besondere Lage des Eiweissorganes werden die übrigen Abschnitte des Embryos von der Masse des aufgenommenen Eiweisses nicht berührt, sodass die Organbildung im Körperinneren ungestört von der Nährstoffverarbeitung ablaufen kann. Es betrifft dies vor allem die Entwicklung des übrigen Mitteldarmbereiches, der sich schon früh in Magen, Darm und Mitteldarmdrüsenteile gliedert. Diese Abschnitte werden entweder überhaupt nicht oder erst in der zweiten Hälfte der Embryonalzeit in ihrer Struktur von der Eiweissernährung beeinflusst.

Der Eiweissack wird erst gegen den Schlüpfmoment zu, nachdem sich der Embryo stark vergrössert hat, wieder ins Körperinnere zurückgenommen. Gleichzeitig dehnen sich die bis dahin nur schwach vakuolisierten übrigen Mitteldarmdrüsenabschnitte im erweiterten Fuss zu ihrer vollen Grösse aus. Sie lösen anscheinend das Eiweissorgan, dessen Zellen während der Verlagerung in der Grösse stark reduziert werden, in der Funktion ab. In diesen Abschnitten wird der Höhepunkt der Vakuolenbildung erst am Ende der Embryonalperiode erreicht. Die Masse des im Körper gelegenen Eiweisses ist im Schlüpfmoment am grössten.

Es ist demnach nicht richtig, wenn CARRICK (1939) schreibt, dass die Nährmasse, in welche der Embryo eingebettet liegt, nicht grösser ist, als wie sie bis

zum Schlüpfen gebraucht wird. Die im Ei enthaltenen Nährstoffe werden zwar bis zum Schlüpfmoment vollständig vom Embryo aufgenommen, sie sind jedoch längst nicht gänzlich verarbeitet, sondern dienen in den ersten Postembryonaltagen auch dem Jungtier noch als Nahrungsquelle.

Auffällig ist, dass die beiden Nacktschneckenfamilien den für die erste Postembryonalzeit bestimmten Eiweissvorrat in unterschiedlicher Weise im Körper einlagern. Bei den Arioniden wird die Nährmasse fast ausschliesslich intracellulär in den Eiweisszellen der Mitteldarmdrüsenabschnitte gespeichert. Der in den meist engen Lumina enthaltene Anteil ist gering. Bei den Limaciden dagegen ist das Eiweiss vorwiegend in Hohlräumen des Mitteldarmes gelegen. In beiden Fällen zeigt sich bei den eiweissenthaltenden Abschnitten die Tendenz, das Speichervermögen zu erhöhen. Der verschiedenen Einlagerungsart entsprechend, geschieht dies bei den beiden Familien in entgegengesetzter Weise. Durch eine frühzeitig einsetzende, starke follikuläre Gliederung wird bei den Arioniden die Oberfläche des Mitteldarmdrüsenepithels und damit auch die Zahl der Eiweisszellen vergrössert. Im Gegensatz dazu bleibt bei den Limaciden die follikuläre Gliederung aus *(Deroceras)* oder ist nur schwach ausgeprägt *(Limax)*. In den Mitteldarmdrüsenabschnitten, zu denen der weit gedehnte Magen noch als Eiweisspeicher hinzukommt, sind dadurch grosse, mit Eiweiss angefüllte Räume enthalten.

Auf die unterschiedliche Einlagerung der Eiweisstoffe lassen sich mehrere Verschiedenheiten zurückführen, die in der Entwicklung des Mitteldarmes zwischen den beiden Nacktschneckenfamilien auftreten.

Die Eiweissaufnahme durch die Zellen der Mitteldarmdrüse ist bei den Arioniden im Schlüpfmoment zur Hauptsache abgeschlossen. Die weitere Eiweissverarbeitung besteht noch weitgehend in einem Abbau der in den Zellen angehäuften Stoffe, der sich in der allmählichen Verkleinerung der Vakuolen äussert. Bei den Limaciden dagegen geht die Eiweissresorption des Mitteldarmdrüsenepithels solange weiter, bis die letzten, in den Lumina gelagerten Eiweissstoffe von den Zellen aufgenommen sind. An dieser weiteren Eiweissaufnahme beteiligen sich auch die neuentstehenden Zellen, die entsprechend der gleichen Arbeit, auch eine mit den ehemaligen Eiweisszellen übereinstimmende Struktur annehmen. Die Umwandlung in die definitive Form der SR-Zellen vollzieht sich bei allen eiweissverarbeitenden Zellen mehr oder weniger gleichzeitig; transitorische und definitive Strukturen der Mitteldarmdrüse folgen sich. Anders verhalten sich die Arioniden, bei denen die neugebildeten SR-Zellen kein Eiweiss mehr aufzunehmen haben und dementsprechend sogleich die für die ausdifferenzierte Drüse charakteristischen Granula ausbilden. Da die grossen Eiweissvakuolen hier langsam abgebaut werden, kommt es im Gegensatz zu den Limaciden während längerer Zeit zu einem Nebeneinanderbestehen der transitorischen und der bald schon voll tätigen adulten Drüsenelementen.

Auch die Unterschiede, die sich in der Magenentwicklung zwischen den beiden Gruppen ergeben, lassen sich mit der verschiedenen Eiweisspeicherung in Zusammenhang bringen. Bei den Arioniden entspricht der starken Entfaltung der vakuolisierten Mitteldarmdrüsenabschnitten ein starkes Zurückbleiben der Entwicklung des Magens. Der Magen bleibt während der ganzen Embryonalperiode sehr klein und wächst erst im Laufe der frühen Postembryonalzeit parallel zur Verkleinerung der Eiweissvakuolen zu seiner endgültigen Grösse heran. Anders liegen die Verhältnisse bei den Limaciden, wo der anfänglich gleichfalls relativ kleine Magenabschnitt gegen den Schlüpfmoment zur Eiweisspeicherung mit herangezogen wird und sich noch während der Embryonalphase zu gewaltiger Grösse ausdehnt. Entsprechende Unterschiede lassen sich in der Entwicklung der Magenstruktur nachweisen. Bei den Limaciden verharrt das Epithel bis gegen den Schlüpfmoment auf dem embryonalen Zustand. Unter dem Einfluss der transitorischen Speicherfunktion des Magens wandelt es sich zu einem Plattenepithel um. Die definitive Struktur bildet sich erst nach den ersten Postembryonaltagen aus. Bei den Arioniden dagegen, wo sich aus der epithelialen Struktur keine Beteiligung des Magens an der Speicherung und Verarbeitung der Eiweisstoffe ersehen lässt, nehmen die Zellen schon frühzeitig ihren definitiven Bau an.

Die Abweichung, die sich im Bezug auf den Zeitpunkt der ersten Futteraufnahme zwischen Limaciden und Arioniden ergibt, ist zwar gering, sie scheint aber gleichfalls für die unterschiedliche Art der Eiweisseinlagerung bezeichnend zu sein. Im Falle der Arioniden setzt trotz der Grösse der in den Zellen der Mitteldarmdrüse enthaltenen Eiweissmasse die Futteraufnahme bald nach dem Schlüpfen ein. Der prall mit Eiweiss gefüllte Magen der Limaciden dagegen hemmt anscheinend anfänglich eine Grünfutteraufnahme; sie tritt erst ein, wenn die in den Hohlräumen der Mitteldarmorgane eingelagerten Nährstoffe weitgehend verarbeitet sind. Der Zeitpunkt der ersten Futteraufnahme scheint somit nicht von der Quantität des noch im Jungtier eingelagerten Eiweisses, sondern vom Orte seiner Speicherung abhängig zu sein.

Die gegenüber den Limacidenformen verlängerte Embryonalzeit der Arioniden lässt sich dagegen nicht mit der vermehrten intracellulären Einlagerung des Eiweisses in Zusammenhang bringen. Bereits die frühesten Entwicklungsschritte laufen bei *Arion* langsamer ab (auch CHÉTAIL, 1963).

Bei beiden Familien scheint die Eiweissernährung eine Verzögerung in der Ausdifferenzierung des Darmabschnittes zu bewirken. Aus dem späten Auftreten der Analöffnung lässt sich schliessen, dass dem Darm während der Embryonalzeit noch keine wesentliche funktionale Bedeutung zukommt.

Die Buccalregion bleibt bei den Nacktschnecken weitgehend unbeeinflusst von der Eiweissaufnahme. Obwohl die Mundwerkzeuge erst im Schlüpfmoment gebraucht werden, setzt die Ausbildung der Radulatasche und die Absonderung der ersten Zähne schon früh ein. Im Unterschied dazu wird bei manchen Proso-

branchierarten *(Buccinum, Murex, Nucella, Fusus, Philbertia)*, die in ähnlicher Weise während der Embryonalperiode intensiv Eiweiss- oder Dottermaterial aufnehmen, die Entwicklung der Mundregion stark verzögert (PORTMANN, 1925, 1955, 1965; FIORONI, 1965, 1966).

PORTMANN und FIORONI haben in verschiedenen Arbeiten über die Ontogenese von Prosobranchiern hervorgehoben, dass durch die Aufnahme von extraembryonalen Nährstoffen die Entwicklung des Mitteldarmsystemes stark abgeändert, die Ausbildung einzelner Organe verzögert und die definitive Ausgestaltung der Mitteldarmdrüse gehemmt wird. Dies gilt gleichermassen auch für die hier untersuchten Pulmonatenarten.

Die Stylommatophora stimmen insofern mit den Prosobranchierarten, die während der Embryonalperiode Nährstoffe in Form von Eiweiss oder Dotter entweder eingelagert haben oder aufnehmen, überein, als bei beiden Gruppen die späteren Mitteldarmdrüsenabschnitte zur Verarbeitung dieser Nährmassen umgebildet werden (Ausnahmen: *Achatina* nach GHOSE unter den Stylommatophora und *Pomatias* nach CREEK unter den Prosobranchiern).

Auffallend sind dagegen die schon in früheren Abschnitten mehrfach erwähnten Unterschiede, die sich innerhalb der Pulmonaten selbst, zwischen den von BLOCH (1938) untersuchten Basommatophoraarten *(Lymnaea* und *Planorbis)* und den hier beschriebenen stylommatophoren Nacktschnecken zeigen. Bei den Wasserpulmonaten wird nach den Angaben von BLOCH für die Eiweissernährung ein besonderes Organ angelegt, das sich im adulten Organismus nicht mehr findet. Im Unterschied zu den Arioniden und Limaciden wird die Verdauungsarbeit bei Embryo und Adulttier nicht durch das gleiche Epithel geleistet. Mitteldarmdrüse und Magen entwickeln direkt die für das adulte Tier typische Struktur. Die Zellen der Mitteldarmdrüse werden nur insofern von der transitorischen Ernährung betroffen, als sie in der frühen Postembryonalzeit als erste Nahrung die Reste des in ihrem Lumen zerfallenden Eiweissackes zu verdauen haben (BLOCH). Damit kommt bei diesen Formen — im Gegensatz zu den stylommatophoren Nacktschnecken, wo das reduzierte Eiweissorgan neben den übrigen eiweissverdauenden und-speichernden Abschnitten kaum mehr von Bedeutung ist — dem Eiweissack auch nach dem Schlüpfen noch als alleinige Nahrungsquelle eine wesentliche Funktion zu.

Offen bleibt die Frage, ob es sich beim Eiweissack der beiden Pulmonatengruppen um homologe Bildungen handelt, die sich in verschiedenen Richtungen entwickelt haben, sodass nun das Organ bei den Landformen Beziehungen zur Mitteldarmdrüse zeigt, während es bei den Wasserpulmonaten resorbiert wird; oder aber, ob sie analoge Strukturen darstellen, indem im Falle der Basommatophora zur Eiweissverarbeitung ein spezielles Nährorgan ausgebildet wird, während bei den Stylommatophora ein in extremer Weise umgestalteter Mitteldarmdrüsenlappen diese Funktion übernimmt.

Da in der einzigen neueren Arbeit über die Entwicklung einer schalentragenden Stylommatophorenart (GHOSE, 1962, *Achatina)* gleichfalls ein vollständiges Atrophieren des Eiweissorganes beschrieben wird, stellt sich weiterhin die Frage, ob das Schicksal des Eiweissackes zwischen Formen mit und solchen ohne Gehäuse ein unterschiedliches ist.

Die wenigen Befunde, die sich an *Helix* — die ein sehr schwieriges Schnittmaterial darstellt — ergaben, lassen es jedoch als wahrscheinlich erscheinen, dass sich bei dieser Art die Entwicklung der Mitteldarmorgane in einer den stylommatophoren Nacktschnecken entsprechender Weise vollzieht. Der Eiweissack, der sich auch bei dieser Form mit einem allmählichen Übergang erst in den Magen und später in einen Abschnitt der Mitteldarmdrüse fortsetzt, scheint gleichfalls zu einem Teil der späteren Mitteldarmdrüse umgebaut zu werden. Die beiden übrigen, vermutlich aus Magendivertikeln hervorgehenden Abschnitte der Mitteldarmdrüse enthalten ebenfalls Zellen mit grossen Eiweissvakuolen.

Nach CARRICK (1939) schlüpfen die Pulmonaten in der Adultform. Bei allen der sechs hier untersuchten Arten sind zwar die rein larvalen Organe im Schlüpfmoment verschwunden und das schlüpfreife Tier entspricht in seiner äusseren Gestalt der adulten Schnecke. Die Entwicklung der Mitteldarmorgane ist jedoch zu diesem Zeitpunkt noch nicht abgeschlossen. Bis zum Erreichen der definitiven Strukturen laufen in der Postembryonalzeit noch umfangreiche Umwandlungsprozesse ab. BLOCH führt bei den Basommatophora das unterschiedlich starke Fortlaufen der Differenzierungsvorgänge in die postembryonale Periode hinein auf ein Variieren des Schlüpfmomentes zurück. Für die Stylommatophora dürfte diese Erklärung nicht zutreffen. Einzelne der Umgestaltungen, wie die Umbildung des Magens zu einem Eiweisspeicher bei den Limaciden, scheinen gerade erst im Hinblick auf das Schlüpfen und die ersten postembryonalen Tage zu erfolgen, sodass die mit ihnen verbundenen Metamorphoseprozesse eindeutig der Postembryonalzeit angehören.

Es zeigt sich, dass sich bei der Entwicklung der Pulmonaten, die meist als eine direkte bezeichnet wird, grössere Metamorphoseprozesse abspielen, die zu einem Abbau der transitorischen Organe (Kopfblase, Podocyste, Urniere, Cilienwulst im Oesophag) und zu einem Umbau der Adultorgane mit transitorischer Funktion und Struktur führen. Auch BLOCH hebt hervor, dass die Basommatophora im Ei ein typisches Larvenstadium durchlaufen und ebenso weist LARAMBERGUE (1957) auf Metamorphosevorgänge in der Pulmonatenentwicklung hin. PORTMANN hat wiederholt betont, dass bei manchen Prosobranchiern die innerhalb von Eihüllen durchlaufene Ontogenese eine ebenso echte Larvenzeit darstellt wie die Periode des freien Veligers. Das gleiche gilt für die hier untersuchten Stylommatophoraarten; auch ihre Entwicklungsweise ist den Ontogenesetypen, die sich durch den Besitz einer Larvenphase auszeichnen, zuzuordnen. Die Unterschiede, die zwischen den Entwicklungsgängen von Basommatophora und

Stylommatophora auftreten, und die geringeren Abweichungen, die sich zwischen den Embryonen der Limaciden und Arioniden zeigen, weisen darauf hin, dass die Entwicklung bei den Pulmonaten nicht so einheitlich verläuft, wie zum Teil angegeben wird.

Zusammenfassung

Die Entwicklung des Mitteldarmsystems wird an der Limacidenform *Deroceras reticulatum* ausführlicher dargestellt. Zum Vergleich werden Arten aus der Familie der Arioniden in die Schilderung einbezogen. Es werden besonders die zur transitorischen Eiweissverdauung differenzierten Abschnitte und ihre Umwandlung in die adulte Struktur beschrieben.

Bei den Limaciden und Arioniden erfolgt die Eiweissverdauung in der frühen Embryonalzeit in dem aus einem Abschnitt des Urdarmes hervorgegangenen Eiweissack, der anfänglich weit am Körper vorragt. Er wird gegen Ende der Embryonalperiode ins Körperinnere zurückgenommen und in der ersten Postembryonalzeit bei beiden Familien zu einem Mitteldarmdrüsenteil umgebaut.

In der zweiten Hälfte der Embryonalperiode und in der ersten Postembryonalzeit werden die Eiweisstoffe zur Hauptsache in den beiden Säcken der späteren Mitteldarmdrüse verarbeitet. Ein Teil ihrer Zellen nimmt einen transitorischen, den Eiweisszellen des Sackes entsprechenden Bau an. Die definitive Struktur des Mitteldarmdrüsenepithels bildet sich erst nach den ersten Postembryonaltagen aus.

Kurz vor dem Schlüpfen nimmt der Embryo den Rest des noch im Ei enthaltenen Eiweisses auf, das bei den beiden Nacktschneckenfamilien in unterschiedlicher Weise im Körper eingelagert wird: Bei den Limaciden vorwiegend extracellulär in den weiten Lumina der Mitteldarmdrüsenabschnitte und des stark gedehnten Magens; bei den Arioniden dagegen intrazellulär in den Eiweisszellen der stark gegliederten Mitteldarmdrüse.

Auf die unterschiedliche Art der Eiweisseinlagerung lassen sich Verschiedenheiten zurückführen, die beim Umbau der transitorischen zu den definitiven Mitteldarmdrüsenstrukturen und in der Entwicklung des Magens zwischen den beiden Familien auftreten.

Das Auftreten von larvalen Organen (Kopfblase, Podocyste, Urniere, Cilienwulst im Oesophag, Larvalherz *(Limax)*) und die Ausbildung transitorischer Strukturen im Mitteldarmbereich zeigen, dass auch bei der im Ei ablaufenden, sog. direkten Entwicklung der Pulmonaten umfangreiche Metamorphoseprozesse auftreten.

Résumé

La présente étude donne une description de l'intestin moyen chez un Limacidé, *Deroceras reticulatum*. Pour comparaison, deux espèces de la famille des

Arionidés sont prises en considération. La structure des parties spéciales à la digestion transitoire de la masse albumineuse ainsi que leur transformation en l'état adulte, sont décrites en détail.

Pendant la première période embryonnaire, la résorption de l'albumine est effectuée dans la poche à albumine qui s'est formée à partir d'une zône de l'archenteron. Vers la fin de la vie embryonnaire, cet organe est ramené à l'intérieur du corps. Chez les deux familles, il est transformé au cours des premiers jours après l'éclosion et prend l'aspect typique de la glande hépatique.

Dans la seconde moitié de la période embryonnaire et dans la première phase postembryonnaire, l'albumine est résorbée surtout dans les deux poches de la glande hépatique dont les cellules présentent en grande partie une structure transitoire, correspondante à celle des cellules vacuolaires de la poche à albumine. La structure définitive de l'épithelium de la glande hépatique n'est atteinte qu'après les premiers jours de la vie libre.

Peu avant l'éclosion, l'embryon ingère le reste de l'albumine contenu dans l'œuf. Cette réserve alimentaire est accumulée d'une manière différente chez les représentants des deux familles en question: chez les Limacidés, elle se trouve surtout en dehors des cellules dans les cavités larges des deux poches de la glande hépatique et de l'estomac très étendu; chez les Arionidés, par contre, presque exclusivement dans les cellules vacuolaires de la glande hépatique fortement divisée en lobes.

Les différences entre les Limacidés et les Arionidés en ce qui concerne, d'une part, la transformation de la structure transitoire de l'épithelium de la glande hépatique en structure définitive, et, d'autre part, le développement de l'estomac, résultent de la manière diverse de l'accumulation de l'albumine.

La présence des organes purement larvaires (vésicule céphalique et pédieuse, rein larvaire, bourrelet cilié de l'œsophage, cœur larvaire *(Limax)*) et la formation des structures transitoires dans la région de l'intestin moyen montrent que le développement des Pulmonés qui est en général considéré comme direct, est accompagné de processus de métamorphose très étendus.

Summary

This paper presents the development of the midgut in one of the Limacidae, *Deroceras reticulatum*. For purposes of comparison specimens of the Arionidae are included in the description. The regions, which are differentiated for the transitory albumen digestion, and their transformation into the adult structure are especially described.

In the early embryonic period of the Limacidae and Arionidae the digestion of the albumen takes place in the albumen sac, which is formed from a part of the archenteron. Towards the end of embryonic life this sac is withdrawn

into the body. In both families it is transformed into a part of the digestive gland (liver) at the beginning of postembryonic life.

In the second half of the embryonic period and at the beginning of post embryonic life the resorption of albumen takes place mostly in the two sacs of the latter digestive gland. Some of their cells develop a transitory structure, resembling that of the cells of the albumen sac. The definitive structure of the epithelium of the digestive gland is only fully attained after the first few post-embryonic days.

Shortly before hatching, the embryo absorbs the rest of the albumen that is still contained in the egg. This albumen is stored in different ways in the body of the two families of slugs: in the Limacidae, this reserve lies mostly extracellularly in the wide lumen of the digestive gland and in the much dilated stomach; in the Arionidae, it is accumulated intracellularly in the albumen cells of the digestive gland, which is divided into numerous lobes.

Through the different ways of storing albumen varieties can be traced in the two families, which appear during transformation of the transitory to the definitive structure of the digestive gland and in the development of the stomach.

The occurrence of the larval organs (cephalic vesicle, podocyst, larval nephridia, ciliated band in the oesophagus, larval heart *(Limax)*) and the formation of transitory structures in the midgut show that there is a complicated metamorphosis even in the intracapsular, so called direct development of the Pulmonata.

LITERATURVERZEICHNIS

Abolins-Krogis, A. 1965. *Electron microscope observations on calcium cells in the hepatopancreas of the snail Helix pomatia L.* Arkiv för Zoologi, *18*, 85-97.

Barfurth, D. 1883. *Über den Bau und die Funktion der Gastropodenleber.* Arch. f. mikrosk. Anat., *22*, 473-524.

v. Beneden, P. J. und A. Windischmann. 1841. *Recherches sur l'embryogénie des Limaces.* Müller's Archiv f. Anat. u. Physiol., 176-195.

Biedermann, W. und P. Moritz. 1899. *Über die Funktion der sogenannten Leber der Mollusken.* Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., *75*, 1-86.

Billett, F. und S. McGee-Russel. 1955. *The histochemical localisation of β-Glucuronidase in the digestive gland of the roman snail Helix pomatia.* Quart. J. micr. Sci., *96*, 35-48.

Bloch, S. 1938. *Beitrag zur Kenntnis der Ontogenese von Süsswasserpulmonaten mit besonderer Berücksichtigung der Mitteldarmdrüse.* Rev. Suisse de Zool., *45*, 157-220.

Brock, J. 1886. *Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylommatophoren Pulmonaten, nebst Bemerkungen über die Anatomie und Entwicklung einiger anderer Organsysteme.* Ztsch. f. wiss. Zool., *44*, 333-395.

CARRICK, R. 1939. *The life-history and development of Agriolimax agrestis L.* Proc. Roy. Soc. Edinburgh, *59*, 563-597.

CHÉTAIL, M. 1963. *Etude de la régénération du tentacule oculaire chez un Arionidae (Arion rufus L.) et un Limacidae (Agriolimax agrestis).* Thèse, Paris.

CUÉNOT, L. 1899. *La fonction excrétrice du foie des Gastropodes pulmonés.* Arch. d. Zool. exp. et gén., *7*, 25-28.

FILHOL, J. 1934. *Le chondriome dans les cellules cyanophiles de l'hépato-pancréas chez Agriolimax agrestis L.* Compt. rend. d. Soc. biol., *116*, 579-581.

— 1937. *La cellule hépatique d'absorption chez quelques Gastéropodes pulmonés.* Arch. d'Anat. Microsc., *33*, 55-107.

FIORONI, P. 1965a. *Zur embryonalen Entwicklung und zum Schlüpfzustand von zwei mediterranen Nassa-Arten.* Rev. suisse de Zool., *72*, 543-568.

— 1965b. *Zur embryonalen Entwicklung von Philbertia (Gastropoda, Prosobranchia, Conidae).* Verhandl. Naturf. Ges. Basel, *76*, 207-219.

— 1966. *Zur Morphologie und Embryogenese des Darmtraktes und der transitorischen Organe bei Prosobranchiern (Mollusca, Gastropoda).* Rev. suisse de Zool., *73*, 621-876.

FOL, H. 1880. *Sur le développement des Gastéropodes pulmonés.* Arch. d. Zool. exp. et gén., *8*, 103-222.

FRENZEL. 1886. *Mikrographie der Mitteldarmdrüse (Leber) der Mollusken*, 1. Teil. Nova Acta d. kgl. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. d. Naturforsch., *48*, 85-196.

FRETTER, V. 1952. *Experiments with P^{32} and I^{31} on species of Helix, Arion and Agriolimax.* Quart. J. Microsc. Sc., *93*, 133-146.

GABE and ARVY. 1961. In: The Cell. Academic Press, New York and London.

GEGENBAUR, C. 1851. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Landgastropoden.* Ztsch. f. wiss. Zool., *3*, 371-415.

GHOSE, K. C. 1962. *Origin and development of the digestive system of the giant land snail Achatina fulica Bowdich.* Proc. Roy. Soc. Edinburgh, *68*, 186-207.

— 1962. *Embryogenesis and larval organs of the giant land snail Achatina fulica Bowdich.* Proc. Roy. Soc. Edinburgh, *68*, 237-260.

GRAHAM, A. 1938. *The structure and function of the alimentary canal of Aeolid Molluscs, with a discussion on their nematocysts.* Proc. Roy. Soc. Edinburgh, *59*, 267-307.

GRUNDMANN. 1964. *Allgemeine Cytologie*, Stuttgart.

v. HAFFNER, K. 1923. *Über den Darmkanal von Helix.* Ztschr. f. wiss. Zool., *121*, 126-169.

HIRSCH, G. Chr. 1915. *Die Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden.* I. Zool. Jb., *35*, 357.

— 1917. *Die Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden II.* Zool. Jb., *36*, 199-230.

HOFFMANN, W. 1902. *Über die Ernährung der Embryonen von Nassa mutabilis Lam.* Ztsch. f. wiss. Zool., *72*, 657-720.

HÖRSTADIUS, S. 1933. *Einige Untersuchungen über die Eiweissverdauung bei Gastropoden.* Biol. Zentralblatt, *53*, 645-650.

— G. und S. 1940. *Untersuchungen über die Eiweissverdauung in vivo und in vitro bei einigen Gastropoden.* Pubblic. Staz. Zool. Napoli, *18*, 151-249.

JORDAN, H. J. 1918. *Phagocytose und Resorption bei Helix pomatia.* Arch. néerl. Physiol., *2*, 471-476.

JOURDAIN, M. S. 1884. *Sur le développement du tube digestif des Limaciens.* Compt. rend. hepd. des séances de l'Acad. des sci., *98*, 1553-1556.

KOFOID, C. A. 1895. *The early development of Limax.* Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge, *27*, 33-118.

KRIJGSMAN, B. J. 1925. *Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen bei Helix pomatia.* I. Teil. Ztsch. f. vgl. Physiol., *2*, 264-297.

— 1929. *Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen bei Helix pomatia.* II. Teil. Ztsch. f. vgl. Physiol., *8*, 187-280.

KÜNKEL, K. 1916. *Zur Biologie der Lungenschnecken*, Heidelberg.

LARAMBERGUE, M. 1957. *Quelques aspects de la métamorphose chez les Gastéropodes.* Actes Soc. Linnéenne Bordeaux, *157*, 1-11.

MEISENHEIMER, J. 1896. *Entwicklungsgeschichte von Limax maximus.* I. Teil. Ztsch. f. wiss. Zool., *62*, 3-56.

— 1898. *Entwicklungsgeschichte von Limax maximus.* II. Teil. Ztsch. f. wiss. Zool., *63*, 573-664.

— 1912. *Die Weinbergschnecke*, Leipzig.

MIRSKY and OSAWA. 1961. In: The Cell. Academic Press, New York and London.

PECZENIK, O. 1925. *Über intrazelluläre Eiweissverdauung in der Mitteldarmdrüse von Limnaea.* Ztsch. f. vgl. Physiol., *2*, 215-225.

PORTMANN, A. 1925. *Der Einfluss der Nähreier auf die Larvenentwicklung von Buccinum und Purpura.* Ztsch. f. Morph. u. Oekol., *3*, 526-541.

— 1932. *Die Larvenmerkmale des Darmkanals von Fusus.* Verhandl. Schweiz. Nat. Ges., *113*, 387-389.

— 1955. *La métamorphose „abritée" de Fusus (Gast. Prosobranches).* Rev. suisse de Zool., *62*, Suppl. 236-252.

— und E. SANDMEIER. 1965. *Die Entwicklung von Vorderdarm, Macromeren und Enddarm unter dem Einfluss von Nähreiern bei Buccinum, Murex und Nucella (Gast. Prosobr.).* Rev. suisse de Zool., *72*, 187-204.

RABL, C. 1879. *Über die Entwicklung der Tellerschnecke.* Morphol. Jb., *5*, 562-660.

RAVEN, Ch. P. 1946. *The development of the egg of Limnaea stagnalis L. from the first cleavage till the trochophore stage, with special reference to its chemical embryology.* Arch. néerl. Zool., *7*, 353-434.

— 1958. *Morphogenesis : The analysis of molluscan development.* London/New York.

ROSEN, B. 1932. *Zur Verdauungsphysiologie der Gastropoden.* Zool. Bidrag Uppsala, 14.

— 1941. *Intracellulare Verdauung bei Helix pomatia.* Zool. Jb., *60*, 241-252.

ROSENBAUM, R. and B. DITZION. 1963. *Enzymic histochemistry of granular components in digestive gland cells of the roman snail Helix pomatia.* Biol. Bull., *124*, 211-224.

SCHMIDT, O. 1851. *Über die Entwicklung von Limax agrestis.* Müller's Arch. f. Anat. u. Physiol., 1851, 278-290.

SIMROTH, H. 1885. *Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten.* Ztsch. f. wiss. Zool., *42*, 203-366.

— und H. HOFFMANN. 1928. In: *Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, 3 Bd. Mollusca, Leipzig.

SUMNER, A. T. 1965. *The cytology and histochemistry of the digestive gland cells of Helix.* Quart. J. micr. Sci., *106*, 173-192.

— 1965. *Experiments on phagocytosis and lipid absorption in the alimentary system of Helix.* J. micr. Sci., *84*, 415-421.

— 1966. *The effect of drugs on secretion in the alimentary system of Helix aspersa.* Comp. Biochem. Phys., *18*, 951-956.

— 1966. *The fine structure of digestive-gland cells of Helix, Succinea and Testacella.* J. Roy. microsc. Soc., *85*, 181-192.

THIELE, G. 1953. *Vergleichende Untersuchungen über den Feinbau und die Funktion der Mitteldarmdrüse einheimischer Gastropoden.* Ztschr. f. Zellforsch., *38*, 87-138.

Verzeichnis der Abkürzungen in den Abbildungen

Bum	Buccalmasse
D	Darm
Es	Eiweissack
Esl	Eiweissacklumen
Ev, gr, kl	Eiweissvakuole, grosse bzw. kleine
Ew	Eiweiss
Ez	Eiweisszelle
Ezk	Eiweisszellkern
F	Fuss
Fdr	Fussdrüse
Gg	Ganglion
H	Herz
Kbl	Kopfblase
KZ I, II, III	Kalkzelle, Stadium I, II, III
M	Magen
Me	Magenepithel
Ml	Magenlumen
Mddr r, l	Mitteldarmdrüse, rechter bzw. linker Abschnitt
Msch	Mantelschild
Mul	Mundlappen
Muöf	Mundöffnung
N	Niere
Oe	Oesophag
P	Podocyste
Rt	Radulatasche
Rv	Randvakuole
SR-Z	Sekretions-Resorptionszelle
Ss	Schalensack
St	Statocyste
T	Tentakel
Ts	Tentakelscheide
Vddr	Vorderdarmdrüse